Aus dem Max-Planck-Institut für biophysikalische Chemie
in Göttingen

Arbeitsgruppe für Neuroanatomie
Leiter: Prof. Dr. J. R. Wolff

MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER ONTOGENESE, ORGANSPEZIFISCHE MUSTER UND FUNKTIONSBEDINGTE VARIATIONEN DER TERMINALEN STROMBAHN VERSCHIEDENER ORGANE DER RATTE

Dissertation
zur
Erlangung der zahnmedizinischen Doktorwürde
am Fachbereich Zahn-, Mund- und Kieferheilkunde
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Zahnärztin Christiane Goerz
aus Bielefeld

1973

Aus dem Max-Planck-Institut für biophysikalische Chemie
in Göttingen

Arbeitsgruppe für Neuroanatomie
Leiter: Prof. Dr. J. R. Wolff

MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER ONTOGENESE, ORGANSPEZIFISCHE MUSTER UND FUNKTIONSBEDINGTE VARIATIONEN DER TERMINALEN STROMBAHN VERSCHIEDENER ORGANE DER RATTE

Dissertation
zur
Erlangung der zahnmedizinischen Doktorwürde
am Fachbereich Zahn-, Mund- und Kieferheilkunde
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Zahnärztin Christiane Goerz
aus Bielefeld

Referent: Prof. Dr. J.R. Wolff

Korreferent: Prof. Dr. Dr. R. Stellmach

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereiches Zahn-, Mund- und Kieferheilkunde der Freien Universität Berlin

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Promoviert am 30.11.1973 in Berlin

MEINEN ELTERN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552710_0095

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 1

Material und Methoden 4

Befunde 8

Ontogenese der terminalen Strombahn in verschiedenen Organen 8

Morphologie der terminalen Strombahn in verschiedenen Organen 15

Variabilität der injizierbaren Gefäße unter verschiedenen experimentellen Bedingungen 26

Diskussion 31

Zusammenfassung 38

Literaturverzeichnis 39

Bildanhang

MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER ONTOGENESE, ORGANSPEZIFISCHE MUSTER UND FUNKTIONSBEDINGTE VARIATIONEN DER TERMINALEN STROMBAHN VERSCHIEDENER ORGANE DER RATTE

Einleitung

Seit der Entdeckung der Kapillaren als terminalem Teil der Gefäße bzw. des Kreislaufs wurden diese als einfache Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen angesehen (Malpighi bis Ricker und Tannenberg, siehe Illig (1961)). Daher glaubte man, daß die gesamte Blutmenge durch alle Kapillaren fließen mußte, um zum Herzen zurückzugelangen. Eine Ausnahme sollten nur Gewebe bilden, die arteriovenöse Anastomosen enthalten (Clara 1956, Staubesand in Hammersen und Gross 1968). Bald fand man heraus, daß in manchen Organen zwischen den sich im allgemeinen dichotomisch verzweigenden Arterien und Venen, d.h. zwischen ihren letzten Verästelungen, ein mehr oder weniger stark anastomosierendes Kapillarnetz liegt.(Muskel: Spalteholz 1888, Leber,Lunge etc.: Krogh 1929, Müller 1939).

Diese einheitliche Vorstellung wurde durch die Untersuchungen von Jacobi (1920), Hill (1921), Wolheim (1927) und Zweifach (1939 ff.) in Frage gestellt, indem zwei Arten von Kapillaren beschrieben wurden, die

sich durch ihre Strömungseigenschaften und die Lage zu den Arteriolen unterscheiden. In diesem Sinne trennen z.B. Jacobi und Mitarbeiter Hauptkanäle bzw. Stromkapillaren von Seitenästen, Wolheim: Stromkapillaren von Netzkapillaren, Zweifach und Mitarbeiter "arteriolar-venular channels" von "true capillaries", die Seitenäste der ersteren darstellen. Zweifach und Mitarbeiter verallgemeinerten das Vorkommen von Muskelzellen an den arteriellen Enden der Zentralkanäle (Metarteriole, Präkapillare) mit seitlich von letzteren abgehenden Sphincterkapillaren. So wurden Zentralkanäle und Sphincterkapillaren zum allgemeinen Bauprinzip der terminalen Strombahn erklärt. Diese Theorie war jedoch nicht haltbar, weil von zahlreichen verschiedenen Untersuchern muskelhaltige Metarteriolen und Kapillarsphincter in vielen Organen nicht nachgewiesen werden konnten (ausführliche Darstellung siehe Illig 1961,S.10, Hammersen 1968, Hauck 1971). Der "Brückentyp" von Chambers und Zweifach scheint vielmehr eine regionale Besonderheit des Kapillarbetts in bestimmten membranösen Geweben zu sein (Nicoll u. Webb 1945/46, Grafflin u. Bagley 1952). In ähnlicher Weise sind die arteriellen und venösen Netze (Krogh 1929) bzw. die "macro" - und "micromeshs" von Saunders et al. (1957) zu betrachten. Sie sagten nichts über die Vernetzung der Kapillaren aus. Sie brauchten deshalb im vorliegenden Zusammenhang nicht näher betrachtet zu werden.

Die Gefahren, die in der Veralligemeinerung von regional spezifischen Kapillarstrukturen liegen, sind ausführlich beschrieben worden. (Illig 1961, Hammersen 1962). Die bereits mehrfach zitierten neueren Zusammenfassungen über die terminale Strombahn kommen daher überwiegend zu dem Schluß, daß es offenbar kein einheitliches Bauprinzip in der terminalen Strombahn gibt. (Illig 1961, Hammersen 1971). Das ist aber nicht wahrscheinlich, weil ontogenetisch eine relativ einheitliche Anordnung und Verzweigung der arteriellen und venösen Strecke entwickelt wird, aus der bei permanentem Blutfluß die differenzierten organtypischen Kapillarmuster entstehen müssen. Das bedeutet, daß wenigstens die anfänglichen Schritte der Kapillarentwicklung in verschiedenen Organen und Geweben einheitlich verlaufen sollten. Man muß sich also fragen:

I) Zeigt die Ontogenese eine einheitliche Sequenz von Vorgängen in der Bildung der Kapillararchitektur verschiedener Organe? Und wie kommt es zu den organspezifischen Unterschieden?

II) Läßt sich mit Hilfe der daraus abgeleiteten Variablen die unterschiedliche Kapillarstruktur verschiedener Organe beschreiben?

III) Hängt der von manchen Autoren (siehe Golenhofen 1968) beschriebene nutritive und nicht-nutritive Kreislauf in der Muskulatur mit diesem Bauprinzip zusammen? Und wie wirkt sich bei permanenter Veränderung der Funktion die Blutverteilung auf das Kapillarmuster im denervierten und atrophierten Muskel aus?

Material und Methoden

Material: Für die vorliegende Untersuchung wurden 30 erwachsene, 150 - 250 g schwere Sprague-Dawley-Ratten beiderlei Geschlechts und 10 Embryonen bzw. Jungtiere (vom 18. Schwangerschaftstag, Neugeborene, vom 8. und 20. Tag postnatal) verwandt.

Bei den erwachsenen Tieren wurde die terminale Strombahn in folgenden Organen untersucht: Dura mater, Fettläppchen, Muskelfascie, Harnblase, Schleimhaut der Zunge, des Mundes, des Magens und des Darms, Leber, Pankreasinseln, Lunge, Niere, Nebennierenrinde, Muskulatur des Herzens, des Zwerchfells und der hinteren Extremität sowie die Parotis.

Die Entwicklung der terminalen Strombahn wurde bei Embryonen und Jungtieren an folgenden Organen untersucht: Schleimhaut des Mundes, der Zunge und des Darms, Muskulatur der vorderen Bauchwand und der hinteren Extremität. Zusätzlich hatte ich Einblick in Injektionspräparate von Rattenhirnen verschiedener Altersstufen, für deren Herstellung und Überlassung ich Herrn Dr. Bär und Frau Nicksch danke.

Injektionstechnik: Die Tiere wurden mit Äther und/oder Nembutal (8 mg/100 g) narkotisiert.

Die Injektion des Gefäßsystems erfolgte nach einigen Vorversuchen mit verschiedenen Tuschesorten und Gelatinekonzentrationen mit folgender körperwarmer Injektionsmasse:

100 ml einer 8 % Gelatinelösung und Pelikan-Tusche Nr. C11/1431a[1] wurden im Verhältnis 1:1 für erwachsene Tiere und Jungtiere bzw. 1:2 für Embryonen gemischt. Nach unseren Erfahrungen scheint für die Vollständigkeit des Injektionspräparates notwendig zu sein, daß die Injektionsmasse unmittelbar bis zur Injektion im Brutschrank bei einer Temperatur von 37°C-40°C aufbewahrt wird. Ebenso bewährt sich ein Vorwärmen des Injektionssystems. Bei Abkühlen der Tuschesuspension bilden sich am Kanülenansatzstück Aggregate aus Kohlepartikeln, die Mikroembolien bewirken. Zur Injektion wurden 20 ml Glasspritzen und Stahlkanülen Nr. 6 - 8 bei den erwachsenen Tieren, Kanüle Nr. 20 bei den Embryonen verwandt.

Die narkotisierten Tiere wurden auf einer Korkplatte befestigt und der Brustraum durch einen T-förmigen Schnitt eröffnet. Die Injektion erfolgte in der Regel nach Thoraxeröffnung über eine Stahlkanüle in die linke Herzkammer bzw. Aorta ascendens. Die Injektion der Lunge erfolgte über die rechte Herzkammer, die Injektion der Muskulatur der hinteren Extremität in ihren verschiedenen Aktionszuständen über die Aorta descendens ohne Thoraxeröffnung. In den meisten Fällen wurde die Tuschesuspension nach Vorspülen mit 10-30ml körperwarmer Ringerlösung injiziert. In einigen Fällen folgte die Injektion nach einer vaskulären Perfusionsfixierung mit gepuffertem Glutaraldehyd. Die

---

1) Es handelt sich dabei um ein Halbprodukt der Tuscheherstellung, das nicht im freien Handel erhältlich ist, sondern direkt von der Firma "Günther Wagner" (Hannover) angefordert werden muß.

Injektionsmasse floß über das eröffnete rechte Herzohr bzw. die vena cava inferior ab. Nach beendeter Injektion wurden die postnatalen Tiere nach Abbinden der zu- und abführenden Gefäße in toto in 4 % eiskaltes Formalin gelegt und mindestens 8 Tage im Kühlschrank fixiert. Erst nach diesem Zeitraum wurden die entsprechenden Organe herauspräpariert und auf dem Gefriermikrotom geschnitten. Die Schnitte waren von 40 µm bis 100 µm dick und wurden sofort auf den Objektträger aufgezogen, getrocknet, mit Nelkenöl aufgehellt und mit Eukitt eingedeckt.

Im Unterschied zu den postnatalen Tieren erfolgte die Fixierung der Embryonen in einem Formol-Alkohol-Gemisch nach Schaffer, weil embryonale Gewebe bei reiner Formalinfixierung nur schwer unter Erhaltung der injizierten Gefäße gefriergeschnitten werden können. (Romeis 1948, § 228). Wegen der geringen Objektgröße wurden in diesem Falle Querschnitte des gesamten Körpers angefertigt.

Experimentelle Veränderung des Funktionszustandes der Muskeln der hinteren Extremität: Während die Muskulatur der meisten Tiere bei Injektion im erschlafften Zustand (Narkose) war, wurde bei vier Tieren der nervus ischiadicus freigelegt und faradisch (100 hz) gereizt. Wir verwendeten dabei einen "Student Stimulator" der Firma H. Sachs mit einer bipolaren Silberdrahtelektrode (5 mm Interelektrodendistanz). Die Reizspannung wurde zwischen 10 - 50 Volt variiert. Die Reizung wurde so eingestellt, daß tetanische Kontraktionen von etwa einer halben Minute Dauer abwechselten mit Ruhepausen von 0,5 - 1 Minute. Eine starke Hyperämie

wurde nach 10-25 Minuten makroskopisch sichtbar. Zu diesem Zeitpunkt wurde bei den ersten Tieren die Reizung beendet und die Injektion begonnen. Die vollständigsten Injektionspräparate erhielten wir jedoch, wenn die Reizung noch während der Tuscheinjektion circa eine Minute fortgesetzt wurde.

Bei weiteren vier Tieren erfolgte die Injektion in der oben angegebenen Weise - 10 Minuten, 1 Woche, 2 Wochen und 10 Wochen - nach einseitiger Durchschneidung des nervus ischiadicus.

Die Werte der Tabelle I wurden an Präparat-Querschnitten in Meßfeldern von der Größe 40 µm · 40 µm · 60 µm bis 65 µm, d.h. in einem Volumen von je ca. 100 000 μm^3, ausgezählt. In demselben Meßfeldvolumen wurden an Präparat-Längsschnitten jeweils die Kapillarlänge und die Anzahl der Verzweigungen bestimmt. Die Werte der Tab. II wurden auf ein Volumen von 1 mm^3 umgerechnet.

Befunde

I) Ontogenese der terminalen Strombahn in verschiedenen Organen

1. Die Entwicklung von subepithelial gelegenen Kapillaren, untersucht in der Zunge und im Darm.

Zunge:

Als Beispiel für ein Organ, das im erwachsenen Zustand überwiegend einfache, wenig vernetzte Kapillarschlingen besitzt, wurde die Zunge gewählt. Die Ontogenese der terminalen Strombahn der Zunge läßt sich im wesentlichen in drei Teilvorgänge aufgliedern. In der ersten Phase entwickelt sich bis zur Geburt ein ausgeprägter engmaschiger subepithelialer (später subpapillärer) Plexus mit weiten terminalen Gefäßen. Arteriolen und Venulen strahlen derart ein, daß erstere in das gesamte Netz zu münden scheinen und letztere aus Knotenpunkten des Plexus entspringen. Das Kaliber der Gefäße verändert sich dabei abrupt. Insbesondere beim Übergang der Arteriolen in die Plexusgefäße kann ein deutlicher Unterschied in der Weite der Gefäße beobachtet werden. Die Plexusgefäße haben einen Durchmesser $\geq$ 10 μm; also etwa so weit wie die kleinsten Venulen. In der vorliegenden Untersuchung wurde die praenatale Entwicklung des Plexus nicht verfolgt.

In der zweiten Phase der Entwicklung zeigt die terminale Gefäßstruktur der Zungenschleimhaut beim Neugeborenen ein Differenzierungsgefälle von der Mittellinie bzw. dem Zungengrund bis hin zum lateralen Zungenrand und der

Zungenunterseite. Auf diese Weise kann man oft ab Tag 0 die verschiedenen Entwicklungsstadien der einfachen, unverzweigten Kapillarschlinge nebeneinander beobachten (Abb. 6a-c). Im Bereich der Medianlinie und des Zungengrundes sind bereits beim Neugeborenen der Ratte Papillen ausgebildet, die jeweils einzelne, unvernetzte Kapillarschlingen enthalten. Zum Zungenrand hin nimmt die Länge der Schlingen kontinuierlich ab, bis sich nur noch kleine flache Bögen aus dem subepithelialen Plexus vorwölben. An der Zungenunterseite fehlen auch diese. (Genaue Beschreibung siehe Abb. 6a-c). Vergleicht man diesen Zustand der terminalen Strombahn mit dem am 20. postnatalen Tag, dann wird deutlich, daß sich alle Schlingen verlängert haben, daß aber das Differenzierungsgefälle zum Zungenboden hin weitgehend verschwunden ist. Die Schlingenbildung und -Verlängerung scheint im wesentlichen zum Abschluß gekommen zu sein. Das wird durch Zungenpräparate erwachsener Tiere bestätigt. Ein Unterschied fällt jedoch auf. Bei einem relativ hohen Anteil der Kapillarschlingen des erwachsenen Tieres haben sich ein oder zwei Querverbindungen zwischen auf- und absteigendem Schenkel oder auch Ösen nahe dem Scheitelpunkt oder innerhalb eines - meist des venösen - Schenkels gebildet. Nur selten sind Schlingen mit stärkerer Vernetzung zu beobachten (Abb. 3a-c).

Anders ist die Situation im Bereich der Geschmacksknospen. Hier ist die dritte Phase der Kapillarontogenese, in der die Kapillaren durch Sprossung vernetzt werden, erheblich deutlicher ausgeprägt. Abgesehen von einzelnen Querverbindungen innerhalb einer Schlinge kann man häufig beobachten, daß mehrere

Papillen vereinigt und entsprechend mehrere Schlingen nebeneinander in allen Richtungen miteinander vernetzt sind (Abb. 6d-f). Dabei kommt es primär immer zur Ausbildung einer einfachen schlingenförmigen Kapillare und erst anschließend zur Vernetzung dieser Schlinge mit einer anderen. Der Grad der Vernetzung bleibt in der Zungenschleimhaut, selbst in den Geschmackspapillen, gering.

Darm:

Im Gegensatz zur Zunge ist die Ontogenese der terminalen Strombahnen in verschiedenen Abschnitten des Darms schon beim Embryo durch eine zum Teil extreme Vernetzung gekennzeichnet. (Abb. 7c, d). Das terminale Gefäßmuster der Darmzotten zeigt bereits am 17. Schwangerschaftstag ein Differenzierungsgefälle vom Duodenum zum Illeum, das bis zum Erwachsenenstadium erhalten bleibt. (Abb. 7a-d). Am 17. Schwangerschaftstag ist die terminale Strombahn in den distalen Teilen des Dünndarms noch auf den subepithelialen Plexus beschränkt (Abb. 7a). In den mittleren Darmabschnitten sind bereits einzelne, einfache, unvernetzte Schlingen ausgebildet (Abb. 7b). Diese sind, im Gegensatz zur Zunge, in der Regel dadurch gekennzeichnet, daß sie statt zwei drei Schenkel enthalten (Abb. 7e). Das scheint darauf zurückzuführen zu sein, daß sich nicht die Kante der Maschen zur Schlinge verlängert - wie in der Zunge -, sondern darauf, daß zwei Maschenkanten mit dem dazwischenliegenden Knotenpunkt in die Zotte aufsteigen. Im proximalen Dünndarm, insbesondere im Duodenum, sind die Schenkel dieser Schlingen schon zu diesem Zeitpunkt mehrfach vernetzt (Abb. 7c, d).

Am 20. postnatalen Tag treten schließlich zusätzlich zur Verdichtung der Vernetzung innerhalb der einzelnen Schlingen im Duodenalbereich netzförmige Verbindungen zwischen benachbarten Schlingen auf (Abb. 7g). Damit ist das charakteristische Bild der duodenalen Zottenfalte (im Gegensatz zur einfachen Jejunumzotte) voll ausgebildet. Bis zum Erwachsenenalter ändert sich das Bild lediglich dadurch, daß auch die distalen Illeumanteile einzelne Zotten entwickeln, in denen wenig vernetzte Schlingenkapillaren zu beobachten sind (Abb. 7e). Die duodenalen Schlingenkapillaren dagegen sind durch die extensive Vernetzung weitgehend maskiert (Abb. 7).

Vergleicht man die Entwicklung der terminalen Strombahn in den oben beschriebenen Organen, dann fällt Folgendes auf. In beiden Fällen sind drei Teilabschnitte der terminalen Strombahn zu beobachten, die sich nacheinander entwickeln:

Phase 1: Bildung des subepithelialen Plexus
Phase 2: Bildung von Kapillarschlingen durch Längenwachstum
Phase 3: Vernetzung durch Sprossung

Es bestehen Unterschiede zwischen dem Auftreten der Phasen in der Zunge und in verschiedenen Abschnitten des Darms. Die erwachsenen Kapillarmuster unterscheiden sich durch die Schlingenlänge (Phase 2) und den Grad der Vernetzung (Phase 3).(Vergleiche Abb. 3 mit Abb. 7 und beachte die Maßstabangabe von 100 µm).

2. Die Entwicklung der terminalen Strombahn in überwiegend parenchymatösen Organen - untersucht am Muskel und im Gehirn

Muskel:

Die Entwicklung der terminalen Strombahn dieser Gruppe habe ich selbst nur am Muskel untersucht.

Die zuleitenden Gefäße der terminalen Strombahn des M u s k e l s verlaufen bereits während der Embryonalperiode innerhalb der membranartigen, bindegewebigen Hüll- und Verschiebeschichten des späteren Perimysiums. Bereits am 17. Schwangerschaftstag finden wir ein weitmaschiges polygonales Netz von terminalen Gefäßen in den Bindegewebsschichten, die das Muskelgewebe umgeben (Abb. 8a). Abzweigend von diesem Netz strahlen meist rechtwinklig zur Muskelfaserrichtung orientiert feine Gefäße zwischen die Muskelbündel und gehen dort über in ein weitmaschiges Netz von Kapillaren. In diesem Entwicklungsstadium liegen zu- und abführende Gefäße noch relativ dicht beieinander. Mit zunehmendem Längenwachstum der Muskelfasern werden sie mehr und mehr auseinandergezogen, und es kommt zu einer Verlängerung der Kapillaren (Abb. 8b). Entsprechend verändert sich die ursprüngliche Form des kapillären Netzes. Die Maschen werden länglich und nehmen eine rechteckähnliche Form an. Die Längsseiten dieses Rechtecks folgen der Richtung der Muskelfasern und werden zwischen diese verlegt (Abb. 8c, d). Abgesehen von der kontinuierlichen Verlängerung der Kapillaren, die

sich bis zum Erwachsenenalter fortsetzt, kommt es - beginnend am 8. Tag postnatal - innerhalb der Muskelbündel zu einer zunehmenden Vernetzung der Kapillaren untereinander. Damit ist das charakteristische Bild der terminalen Strombahn des Muskels ausgebildet (Abb. 9a).

Auch hier läßt sich die Ontogenese der terminalen Gefäße wieder in drei Teilabschnitte aufgliedern:

Phase 1: Bildung des terminalen Gefäßplexus in den Bindegewebshüllen, die dem späteren Perimysium externum entsprechen.

Phase 2: Charakteristische Ausbildung der Kapillaren durch Verlängerung der Maschenkanten und Verlagerung in die Muskelbündel (Endomysium)

Phase 3: Vernetzung der Kapillaren durch Sprossung innerhalb der Muskelbündel.

Gehirn:

Die Entwicklung der H i r n - Kapillaren ist von mir nicht ausführlich untersucht worden. Es scheint mir dennoch wichtig, die unvollständigen Betrachtungen am Gehirn mit einzubeziehen, weil es ein Beispiel für die extensive Bildung von Netzkapillaren (Phase 3) darstellt.

Wie aus der Literatur bekannt, besteht die erste Phase der Entwicklung der cerebralen Gefäße in der Ausbildung eines terminalen Gefäßplexus an der Oberfläche der Hirnbläschen. Dieser dem subepithelialen Gefäßplexus der Haut analoge Teil entwickelt sich zur späteren meningealen Strombahn.

In der zweiten Phase werden kleine Gefäße in das Hirngewebe hineinversenkt, sodaß die meningeale Strombahn des Erwachsenen beim Säugetier keine Kapillaren mehr enthält. Ob die Gefäße in dieser zweiten Phase in Form von Schlingen einwachsen (Lit: Scharrer 1944, Lierse 1964, Klosovskii 1963, Bär u. Wolff 1972) oder zumindest zum Teil durch Sprossung in das Hirngewebe hineinkommen, kann auf Grund der vorliegenden Befunde hier noch nicht entschieden werden. In der folgenden Phase der funktionellen Differenzierung des Hirngewebes spielt jedoch die Sprossung und Vernetzung der terminalen Strombahn eine dominante Rolle.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß in der Ontogenese der terminalen Strombahn in den oben beschriebenen Organen primär (1. Phase) ein Plexus von terminalen Gefäßen gebildet wird. Sekundär (2. Phase) kommt es dann zur Ausbildung bzw. zur Verlängerung und Verlagerung von direkten Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen. Sie variieren in ihrer Länge und in ihrem Verlauf entsprechend der Lage von Arteriolen und Venulen zueinander. Und tertiär (3. Phase) können diese terminalen Gefäße in mehr oder weniger starkem Ausmaß miteinander vernetzt sein.

II) Morphologie der terminalen Strombahn in verschiedenen Organen

Wenn also Länge, Lage, Verlauf und Vernetzung der direkten kapillären Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen die aus der Ontogenese ableitbaren Variablen sind, dann müßte man die terminale Strombahn verschiedener erwachsener Organe mit Hilfe dieser Variablen einheitlich beschreiben können. Deshalb wird in diesem Kapitel nicht versucht, die zahlreichen Beschreibungen der Kapillaren in verschiedenen Organen zu wiederholen, sondern unter dem oben genannten Gesichtspunkt die Kapillarmuster zu analysieren. Zur Vereinfachung der Beschreibung möchte ich in Anlehnung an Hauck (1971) zwei Begriffe einführen. Kapillaren sind in verschiedener Weise zwischen zu- und abführenden Gefäßen angeordnet. Ein Teil stellt direkte Verbindungen zwischen dichotomisch verzweigten Arteriolen und Venulen dar: "Serienkapillaren". Ein anderer Teil zweigt von den Serienkapillaren ab, liegt also im Nebenschluß und ist vernetzt: "parallelgeschaltete Netzkapillaren", abgekürzt "parallele Netzkapillaren".

Ich verzichte in dieser Darstellung darauf, die einzelnen Autoren und die untersuchten Species anzuführen. Sie sind bei Krogh (1929), Müller (1939) und Illig (1961) bereits in hervorragender Weise zusammengestellt. Beim Vergleich der Kapillarmuster verschiedener Organe fällt auf, daß man im allgemeinen drei Gruppen von Geweben bzw. Organen

nach der Komplexität ihrer Kapillaren unterscheiden kann:

1) Kapillaren in bradytrophen Geweben
2) Subepithelial gelegene Kapillaren
3) Kapillaren in parenchymatösen Organen

Wir wählen diese Einteilung für die Beschreibung, obwohl sie künstliche Grenzen setzt, wo fließende Übergänge sind. Dies trifft z.B. für die Verzweigung der Kapillaren im Bindegewebe zu. In bradytrophen Geweben kann nämlich durch das Auftreten von Fettzellen (lokal begrenzt) eine parenchymähnliche Kapillarisierung entstehen. Die Unterscheidung erfolgte nach Form und Lage der Bindegewebs-Parenchymgrenzen, die die Anordnung der prae- und postkapillären Gefäße und damit den Kapillarverlauf bestimmen.

1. Kapillaren in bradytrophen Geweben

Als Beispiel für diese Gruppe liegen Injektionspräparate von Muskelfascien, Dura mater und Fettläppchen vor. (Abb. 1abc). Im einfachsten Fall bestehen die Kapillaren des Bindegewebes aus direkten unverzweigten Verbindungen zwischen terminaler Arteriole und Venule. Ihre Länge und ihr Verlauf sind variabel. Manchmal bilden sie mehr oder weniger enge Schleifen oder sogar haarnadel-schlingenförmige Verbindungen zwischen paarig verlaufenden Arteriolen und Venulen bzw. Arterien und Venen. In anderen

Fällen verlaufen sie über weite Strecken gewellt. Die unterschiedliche Schlängelung der Kapillaren zeigt, daß sie länger sind als die direkten Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen (Abb. 1a).

Die Kapillarisierung kompliziert sich zunehmend mit dem Auftreten einzelner Fettzellen im Bindegewebe, über Fettläppchen (1b) bis zu Schichten aus gelbem Fett. Die Komplizierung des Musters wird in diesen Fällen nicht durch Verlängerung der direkten Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen bewirkt. Vielmehr kommt es durch die steigende Zahl der Verzweigungen besonders auf der venösen Seite zu einer zunehmenden Vernetzung der Kapillaren. Die Vernetzung kann in Fettläppchen so eng sein, daß das Kapillarbild bereits an das vom Drüsenparenchym erinnert (s.u.). Die bradytrophen Gewebe dagegen enthalten ein weitmaschiges Kapillarnetz, wobei die direkten Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen oft noch im Vordergrund stehen (Abb. 1a). Stellenweise können Netzbildungen wie z.B. in der Dura mater (Abb. 1c, d) völlig fehlen.

2. Subepithelial gelegene Kapillaren

Als Beispiele für diesen Typ wurden Haut, Schleimhaut des Mundes und der Zunge, verschiedene Abschnitte des Gastrointestinaltraktes sowie die Schleimhaut der Harnblase und die Lunge untersucht. Charakteristisch für

alle diese Gebiete der terminalen Strombahn sind: ein intensiv vernetzter Venen- und Venulenplexus (postkapilläres Netz) und eine wenn auch meist geringere Anastomosierung zwischen kleinen Arterien und seltener zwischen Arteriolen. Die Kapillaren verbinden die prae- und postkapillären Gefäße miteinander und verlaufen im einfachsten Fall gestreckt in der Ebene des subepithelialen oder mucösen Plexus. Dieser besteht in den meisten Fällen vorwiegend aus postkapillären, venulenähnlichen Gefäßen, während die Arteriolen tiefer gelegen sind. Diese einfachste Anordnung der Kapillaren kann man in reiner Form nur während der Ontogenese beobachten. Man findet sie später noch bei einem großen Teil der subepithelialen Harnblasenkapillaren (Abb.2a, b).

Längenvariation: Die erste Variation des einfachsten Kapillarmusters besteht darin, daß die kapillären Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen in ihrer Länge unterschiedlich ausgeprägt sind. Auf diese Weise entstehen verschieden lange Schlingen.

Verlaufsvariation: Der Verlauf von Kapillaren ist abhängig von der Lage der Arteriolen und Venulen zueinander, sowie der Kapillaren zu den Arteriolen und/oder den Venulen. Steigen die Arteriolen bis in die Ebene des subepithelialen Plexus auf, so wölbt sich die Kapillare schlingenförmig gegen das Epithel vor. Auf

diese Weise werden die verschiedenen Papillentypen der Haut und Schleimhäute (Abb. 3a-c) und der Darmzotten (Abb. 7a-h) vaskularisiert. Aber auch die flachen Kapillarbögen, die in der Harnblase in Rinnen an der Basis des Epithels verlaufen, gehören in diese Variation (Abb. 2a, b). In den bisher genannten Fällen wölben sich Epithel und Stroma samt den Kapillaren aus dem Gewebe hervor. Es gibt aber auch das umgekehrte Verhältnis, nämlich die zapfen- oder auch faltenförmige Einstülpung des Epithels in die Tiefe des Stromas, z.B. bei Drüsen. So ist auch die Magenschleimhaut durch enggepackte parallele Drüsenschläuche gekennzeichnet, zwischen denen das Stroma sowie Arteriolen und kapilläre Gefäße liegen. Sie münden in den an der Schleimhautoberfläche gelegenen venösen Plexus. Der Abfluß erfolgt durch lange Venen, die absteigend zur Schleimhautbasis den gleichen Verlauf haben wie die arteriolären und kapillären Gefäße. Man kann in den Injektionspräparaten deutlich erkennen, daß die Arteriolen nicht weiter als bis zur Hälfte der Drüsenschläuche aufsteigen (Abb. 4a, b). In den meisten Fällen gehen sie bereits an der Drüsenspitze (also im unteren Schleimhautdrittel) mit einer letzten dichotomischen Verzweigung in Kapillaren über. Ihr Verlauf ist durch Schlängelung und damit verbundenen Austritt aus der Schnittebene sowie durch Vernetzung (siehe Vernetzungsvariation) im Einzelfall schwer zu verfolgen. Insgesamt

liegen diese Kapillaren nicht schlingenförmig, sondern relativ gestreckt zwischen den Drüsen. Hierin wird die Bedeutung der Topographie von Arteriolen und Venulen, d.h. ihre räumliche Relation für Form, Verlauf und Länge der Kapillaren deutlich.

Eine Kombination der beiden beschriebenen Beziehungen zwischen Epithel-Vorwölbung oder -Einstülpung und Vaskularisation ist bei der Entwicklung der Zahnpulpa, dem gefäßhaltigen Anteil des Zahnes, zu beobachten. Dabei senkt sich das Epithel während der Ontogenese primär leistenförmig (Zahnleiste) in die Tiefe, und sekundär kommt es dann zu einer papillenförmigen Einstülpung von gefäßreichen Mesenchymzellen, der späteren Zahnpulpa. Da arterielle und venöse Gefäße zusammen in die Pulpahöhle eindringen, sind die Pulpakapillaren zum Teil schlingenförmig ausgebildet.

Vernetzungsvariation:

Die Variationen in Länge und Lage bzw. Verlauf treten in allen drüsigen Organen entlang den verschieden geformten Epitheloberflächen auf. Dazu gehören neben den exokrinen Drüsen - untersucht wurden Parotis und Pankreas- auch die Lunge und die endokrinen Organe - untersucht wurden Inselapparat und Nebennierenrinde. Abgesehen von den zu- und abführenden Gefäßen, die deutlich erkennbar sind, zeichnen sich diese Organe aber durch eine so extreme Vernetzung der terminalen Gefäße aus, daß eine

genaue Beurteilung der terminalen Gefäßstruktur an Hand von Injektionspräparaten kaum möglich ist.

Eine dritte Variation des Kapillarmusters besteht daher in einer mehr oder weniger stark ausgeprägten Vernetzung der kapillären Verbindungen. Als Maß für diese Variation kann die Zahl der kapillären Verzweigungen gelten. Diese ist jedoch abhängig vom Ort ihres Ursprungs und Ansatzes. In den meisten Organen tritt ein deutliches Gefälle der Verzweigungshäufigkeit von der venösen zur arteriellen Seite auf.

Im Bereich der Haut findet man bei der erwachsenen Ratte alle Variationen der subepithelialen (papillären) Kapillarschlingen. Angefangen von der einfachen, unvernetzten Schlinge in Mundschleimhaut und Zunge bis zu komplexen Vernetzungen zwischen zu- und abführendem Kapillarschenkel innerhalb einer Schlinge (Abb. 3c) und schließlich zwischen benachbarten Schlingen im Bereich der Geschmacksknospen (Abb. 6f). Durch zunehmende Vernetzung kompliziert sich das Kapillarmuster in der Schleimhaut des Magen-Darm-Traktes (Abb. 7). Auffällig ist, daß man in der Haut und im Magen-Darm-Trakt fast nie Verbindungen dieser parallel-geschalteten Netzkapillaren mit der Arteriole im Sinne einer End-zu-Seit-Anastomose beobachten kann. Ganz im Gegensatz dazu findet man zahlreiche Verbindungen der parallel-geschalteten Netzkapillaren mit postkapillären Gefäßen, insbesondere mit Venulen. Wie bereits er-

wähnt, ist die Vernetzung zwischen Venulen sowie zwischen Kapillaren und Venulen intensiver als auf der arteriellen Seite. In den meisten von uns untersuchten Organen mit subepithelialer Kapillarisierung fehlen Verzweigungen, ausgehend von muskularisierten praekapillären Gefäßen, weitgehend. (Sphincterkapillaren).

3. Kapillaren in parenchymatösen Organen

Je mehr der Anteil des Bindegewebes am Organvolumen vermindert wird, d.h. je größer der Anteil der Parenchymzellen wird, um so regelmäßiger sind die terminalen arteriellen und venösen Gefäße räumlich voneinander getrennt. In dieser Hinsicht ist die terminale Gefäßstruktur der M a g e n s c h l e i m h a u t, die in der vorhergehenden Gruppe beschrieben worden ist, bereits dem Parenchymtyp zuzuordnen. An diesem Beispiel wird die künstliche Abtrennung von subepithelialen Kapillaren und Parenchymkapillaren deutlich.

Leber

In charakteristischer Weise ist diese Trennung von zu- und abführenden Gefäßen in den Leberläppchen ausgebildet (Abb. 4c). Die beiden Zuflußsysteme - arteria hepatica und vena portae - verteilen ihre terminalen Gefäßanteile im Bindegewebe der Läppchenperipherie (Glisson'sche Dreiecke), während der Abfluß über die Zentralvene erfolgt. Die

Kapillaren verbinden also in radiärer Richtung Zu- und Abfluß. Dennoch ist eine klar abgegrenzte "Serienkapillare" nicht zu beobachten, da alle Kapillaren oder Sinusoide im Leberläppchen extrem eng vernetzt und durch ihren untypischen Wandbau unregelmäßig geformt sind. Ob diese Eigenschaften der Leberkapillaren, die zu der Bezeichnung Sinus Anlaß gegeben haben, wirklich Serien- und parallel-geschaltete Netzkapillaren maskieren, oder ob in diesem Organ die frühe embryonale diffuse Vernetzung der peripheren Gefäße erhalten geblieben ist, können nur ontogenetische Studien aufklären, die meines Wissens bisher nicht vorliegen.

Skelettmuskulatur

Durchschaubarer sind die Verhältnisse in der Skelettmuskulatur. Im Perimysium externum verlaufen Arterien und Venen parallel nebeneinander (siehe Abb. 1a, Fascie). Im Perimysium internum schließlich trennen sich die kleinsten Arterien und Venen. Diese räumliche Trennung ist offenbar im Längenwachstum der Muskeln begründet (s.o.). Arteriolen und Venulen treten dann im Abstand von 100 - 600 µm zwischen die Faserbündel der Muskulatur. Sie sind meist rechtwinklig zur Muskelfaserrichtung orientiert. Die Arteriolen verzweigen sich mehrfach dichotomisch und gehen in Kapillaren über, die parallel zur Muskelfaser zur nächsten bzw. übernächsten Venule im Endomysium verlaufen. Ob einige von diesen Kapillaren noch weiter ziehen, ist nicht zu erkennen. Wenn derartig lange kapilläre Ver-

bindungen existieren sollten, so können sie jedoch nicht häufig sein, weil der mittlere Abstand der Verzweigungen nicht wesentlich höher liegt als der benachbarter Arteriolen und Venulen. (Vergl. Tab. II). Vereinzelt kann man auch Kapillaren beobachten, die eine direkte Verbindung zwischen zwei aufeinanderfolgenden Arteriolen in Richtung des Muskelbündels darstellen.

Diese im Grunde genommen einfache Anordnung der Kapillaren, die,ähnlich wie die Schlingen der subepithelialen Systeme, Arteriolen und Venulen direkt miteinander verbinden; d.h. in Serie geschaltet sind (Serienkapillare), wird jedoch im Skelettmuskel durch eine Reihe von morphologischen Eigenschaften weitgehend maskiert. Zu diesen Faktoren gehören:

a) der nicht gestreckte Verlauf der Serienkapillaren,
b) die Vernetzung aller Kapillaren untereinander und mit Venulen innerhalb eines oder zwischen benachbarten Muskelbündeln.

Zu a): Der mehr oder weniger stark ausgeprägte geschlängelte Verlauf der Kapillaren entlang der Muskelfasern sowie die teilweise spiralförmige Anordnung um dieselben erschweren die Verfolgung einer Kapillare in einer optischen Ebene. Die für die Beobachtung notwendigerweise begrenzte Schnittdicke erschwert die Beobachtung weiterhin.

Zu b): Die Serienkapillaren sind untereinander sowie mit postkapillären Gefäßen (Venulen und kleinen Venen), manchmal auch einer benachbarten Arterie, vernetzt. Die Zahl

der Verzweigungen steigt, wie in anderen Organen (s.o.), von der Arteriole zur Venule. Das führt dazu, daß man häufig den Anfang einer "Serienkapillare" besser verfolgen kann als deren Einmündung in die stark gewundenen und verzweigten Venulen.

Der Grad der Vernetzung ist in verschiedenen Skelettmuskeln sehr unterschiedlich. Die kleinen "roten" Muskelfasern sind deutlich stärker kapillarisiert, und ihre Kapillaren sind extremer miteinander vernetzt als in den großen "weißen" Muskelfasern (Abb. 10a). An dieser Stelle sei noch auf die Herz- und Diaphragmamuskulatur verwiesen, deren intensive Kapillarisierung sich im Gegensatz zum Skelettmuskel durch einen insgesamt geringen Verzweigungsgrad und relativ kurze Kapillarstrecken, d.h. geringeren Abstand zwischen Arteriolen und Venulen, besonders im Herzen, auszeichnet. (Abb. 5).

Eine weitere Schwierigkeit in der Beurteilung des muskulären Kapillarmusters liegt darin, daß einzelne Kapillaren von einem Primärbündel in ein benachbartes ziehen. Davon sind allerdings viel eher die langen "Serienkapillaren" betroffen als die kurzen vernetzenden Verbindungen.

Gehirn:

Das Gehirn ist das einzige Organ mit echten intraepithelial gelegenen Kapillaren, die ohne Bindegewebshülle das Parenchym durchziehen. Aus den Injektionspräparaten ist zu entnehmen, daß diese besondere Lage der Hirnkapillaren ihre

Vernetzung nicht behindert. Eine genaue Analyse der Verteilung von Netzkapillaren, ihre Beziehung zu nur selten zu beobachtenden direkten Verbindungen zwischen Arterien und Venen (Serienkapillaren) ist lichtmikroskopisch fast unmöglich (Abb. 4d). Immerhin kann man aus den bisherigen Untersuchungen schließen, daß die Zahl der parallel-geschalteten Netzkapillaren im Verhältnis zu den Serienkapillaren ungewöhnlich hoch ist.

III) Variabilität der injizierbaren Gefäße unter verschiedenen experimentellen Bedingungen

Aus den zahlreichen Präparaten verschiedener Organe habe ich den Eindruck gewonnen, daß zwei verschiedene Arten von unvollständigen Injektionspräparaten, d.h. zwei Arten von Defekten, vorkommen. Einmal sind ganze Gebiete der terminalen Strombahn samt zu- und abführenden Arteriolen und Venulen nicht injiziert. Charakteristisch dabei ist, daß die Injektion meist abrupt abbricht. Die Ursache ist in vielen Fällen in Mikroembolien zu suchen, die durch Aggregate von Tuschepartikeln oder Luftblasen ausgelöst wurden. In den anderen Fällen sind Arteriolen und Venulen sowie deren direkte Verbindungen weitgehend gefüllt, aber ein wechselnder Anteil der kapillären Verzweigungen ist unvollständig oder gar nicht gefüllt. Charakteristisch ist in diesen Fällen, daß die Injektion nicht abrupt abbricht, sondern sich trichterförmig verjüngt, bevor sie aufhört.

Die zweite Form der unvollständigen Injektion betrifft vor allem die Kapillarnetze. Sie ist in der Skelettmuskulatur besonders deutlich. Man findet sie aber ebenso in Hautpapillen, in denen die parallel-geschalteten Netzkapillaren zwischen den Schlingen manchmal ähnlich reagieren. Die Kapillarmuster sehen in diesen Präparaten weniger unvollständig injiziert als "vereinfacht" aus. Ohne diesen zufälligen Beobachtungen eine wesentliche Bedeutung beimessen zu wollen, fällt jedoch auf, daß die Verteilung der in dieser Weise schlecht injizierten Gefäße ähnlich ist wie unter verschiedenen experimentellen Beanspruchungen der Muskulatur.

Um eventuelle Variationen der Blutverteilung in der terminalen Strombahn des Skelettmuskels darzustellen, wurden Tuscheinjektionen in folgenden Funktionszuständen vorgenommen: 1) im Ruhezustand, 2) nach unterschiedlich langen Denervierungsperioden, 3) nach unterschiedlich langen Reizperioden.

1. Ruhezustand:

Nach mehrstündiger tiefer Narkose ist die Injektion der terminalen Strombahn von Skelettmuskeln des Rattenoberschenkels ungleichmäßig. Bei mikroskopischer Betrachtung zeigt sich, daß kaum ein Muskelbündel vollständig injiziert ist. In den meisten Arealen der Muskeln sind nur wenige, weitgehend unverzweigte direkte Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen vollständig gefüllt. Die über-

wiegende Mehrheit der Seitenäste endet in der beschriebenen Weise trichterförmig (Abb. 9d).

2. Zustand nach Denervierung:

Denerviert man Muskeln, so tritt eine mehrstündige Phase maximaler Gefäßfüllung ein, die auch im Injektionspräparat nachweisbar ist. Dieser Zustand vollständiger Füllung vieler Kapillaren ist auch nach etwa einer Woche noch in vielen Bereichen des Muskels zu beobachten. Nach etwa zwei Wochen (ab ca. 10 Tagen) findet man mit zunehmender Zahl Areale, in denen die Netzkapillaren schlecht oder gar nicht gefüllt sind.

Sehr deutlich ausgeprägt ist dieser Effekt 10 Wochen nach Durchtrennung des nervus ischiadicus (Abb. 9e). Nur vereinzelt sieht man Muskelbündel - mit dünnen "roten" Muskelfasern-, in denen zahlreiche Kapillaren gefüllt sind. Das wird besonders deutlich in Präparatquerschnitten (Abb. 10b). An den Längsschnitten fällt auf, daß in diesen Muskelbündeln relativ wenige Kapillarverzweigungen auftreten. Das Kapillarmuster dieser Areale ähnelt denen des Herzens und des Diaphragmas. In den anderen, schlechter durchbluteten Arealen hat die Verzweigung der Kapillaren ebenfalls extrem abgenommen und beschränkt sich weitgehend auf die Umgebung der Venulen und kleinen Venen. Die Verzweigung der Arterien und Arteriolen scheint unverändert, obwohl diese Frage quantitativ nicht untersucht worden ist.

Im Unterschied zu den besser durchblutetn erstgenannten Arealen ist der Durchmesser der weißen Muskelfasern in den schlecht durchbluteten Arealen nicht verkleinert, sondern eher vergrößert (vgl. Abb. 10a und 10e).

3. Reizung:

Um eine maximale Füllung der Gefäße zu erreichen, erscheinen zwei Bedingungen erforderlich. Erstens muß die Reizung lange genug durchgeführt werden, damit eine Hyperämie erzeugt wird. Und zweitens muß die Reizung bis zur oder sogar während der Injektion fortgesetzt werden. Bei mikroskopischer Betrachtung zeigt sich, daß der größte Anteil der Muskelbündel vollständig injiziert ist. Trotzdem findet man immer noch geringer gefüllte Gefäßgebiete. Sie sind den gut durchbluteten Arealen im Ruhezustand vergleichbar (Abb. 9a-c und 10a).

Die Veränderung des Kapillarmusters in Abhängigkeit vom Funktionszustand der Muskulatur wird in den Tabellen I und II deutlich. Hier wurden vergleichsweise die durchschnittliche Kapillarzahl pro Muskelfaserquerschnitt sowie die mittlere Kapillarlänge, d.h. der mittlere Verzweigungsabstand im Ruhezustand und bei elektrischer Reizung, ermittelt.

Tabelle I: Veränderung der supra-vitalperfundierten Kapillarstrombahn im Skelettmuskel bei elektrischer Reizung. Bei gleicher Anzahl von gezählten Muskelfaserquerschnitten vermehren sich die geöffneten Kapillaren im gereizten Zustand auf mehr als das Doppelte.

	ungereizt	gereizt
Anzahl der gezählten Muskelfasern	1500	1500
Anzahl der gezählten Kapillaren in diesen Muskelfasern	1261	2651
Kapillaranzahl pro Muskelfaser	0,98 $\pm$ 0,83	1,98 $\pm$ 0,59

Tabelle II: Veränderung der supra-vitalperfundierten Kapillarstrombahn im Skelettmuskel bei elektrischer Reizung, untersucht an Längsschnitten der Präparate.
Beachte die Zunahme der Kapillarlänge pro Volumen und besonders der Verzweigungsanzahl pro Volumen im gereizten Zustand auf mehr als das Doppelte und die Abnahme des mittleren Verzweigungsabstandes.

	ungereizt	gereizt
Kapillarlänge pro Volumen (mm^3)	3520 mm/mm^3	6624 mm/mm^3
Anzahl der Verzweigungen pro Volumen (mm^3)	6300 $/mm^3$	15000 $/mm^3$
Kapillarlänge pro Verzweigungsanzahl (Ø) in mm	0,56 mm/⊥	0,44 mm/⊥

Diskussion

Die erste Phase der Kapillarontogenese, nämlich die Bildung von Blutinseln, geht aus von mesenchymalen Zellgruppen, die zu "Angioblasten" werden. Die Fusion dieser Blutinseln und der Anschluß an das Herz führen zu einer plexusartigen primären terminalen Strombahn (Thoma 1893, Sabin 1922, Krogh 1929). In dieser Zeit der Plexusbildung findet man neben der Neubildung von Kapillaren auch eine lebhafte Rückbildungstendenz von hämodynamisch ungünstig gelegenen Gefäßstrecken (Illig 1961).

Die weitere normale Gefäßentwicklung verläuft jedoch grundsätzlich anders, weil die Fähigkeit mesenchymaler Zellen, neue "Angioblasten" zu bilden, mit dem Abschluß dieser ersten Phase verloren geht (Clark u. Clark 1939). Lediglich unter pathologischen Bedingungen können offenbar Fibrocyten wieder an der Endothelbildung teilnehmen (Petry u. Heberer 1957, zitiert bei Illig 1961). Die für das Wachstum von Gefäßen notwendige Vermehrung von Endothelzellen findet danach nur noch durch Mitose statt. Je nach der Lage der Mitose innerhalb der Gefäßwand führt sie zur Erweiterung bzw. Verlängerung des bestehenden Gefäßes, oder aber durch Sproßbildung zu einer neuen Gefäßverbindung. Dieser Vorgang der Gefäßneubildung während der Embryonalzeit ist offenbar identisch mit dem unter Entzündungsbedingungen - Granulationsgewebe, Tumorvaskularisation, experimentelle Bedingungen

innerhalb von implantierten Kammern. (Clark u. Clark 1939, 1944, Cliff 1963, Glenn et al. 1955). In der Literatur wird diese "sekundäre Gefäßneubildung" (Illig 1961) für die Bildung und den Ausbau der gesamten terminalen Strombahn bis zur endgültigen Kapillararchitektur verantwortlich gemacht. Die vorliegenden Befunde bestätigen, daß Sprossung und Längenwachstum die einzigen nachweisbaren Vorgänge bei der Kapillarneubildung während der postnatalen Entwicklung sind. Der Unterschied zwischen der Anlage von direkten Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen in der frühen postnatalen Phase und der Bildung von Verzweigungen, d.h. Kapillarnetzen während der Funktionsanpassung der terminalen Strombahn scheint demnach nicht in der Sproßbildung zu liegen. Zahlreiche Autoren beobachteten während der frühen postnatalen Entwicklung von Hautkapillaren, daß die papillären Schlingen durch die Fusion der amöboiden Sproßspitzen zustande kommt ("Neokapillaren" sieheMüller 1939, Perera et al. 1970). In gleicher Weise scheinen Transplantate, Tumoren und Granulationsgewebe vaskularisiert zu werden (Glenn et al. 1955, Nishioka u. Ryan 1972, u.a.). Die so entstandenen Schlingen zeigen zunächst nur Längenwachstum (Serri et al. 1963), bis zur Ausbildung der charakteristischen Form und Länge, die für verschiedene Teile der Haut und Schleimhaut des Verdauungstraktes typisch sind. Damit ist eine zunehmende Stabilisierung der Gefäßwandstruktur verbunden, die u.a. durch die Verzahnung der Endothelkontakte, Basalmembranbildung etc. gekennzeichnet ist (siehe Illig 1961, Cliff 1963, Bär 1972).

Bei der tertiären Vernetzung der Kapillaren, die die letzte Phase der Organentwicklung kennzeichnet und bereits unter dem Reiz der Funktion der organtypischen Zellen stattfindet, müssen Kapillarsprosse im Gegensatz zu den oben beschriebenen Vorgängen mit praeexistenten Gefäßen fusionieren. Die praeexistenten Gefäße weisen im Gegensatz zu den amöboiden Sproßspitzen eine stabile Wandstruktur auf und sind von Basalmembran umhüllt. (Bär 1972). Unter diesen Umständen scheint die Lumenbildung anders zu verlaufen als üblich, sodaß nahtlose Endothelien am Fusionsort gebildet werden (Wolff 1964, Wolff u. Bär 1972, Wolff et al.1972). Die vorliegenden Untersuchungen machen wahrscheinlich, daß die Verzweigungen der Kapillaren in der Zungen- und Darmschleimhaut,in der Skelettmuskulatur und im Gehirn (Bär, persönliche Mitteilung) sich in gleicher Weise bilden. Trotz unterschiedlicher Anordnung der Gefäße findet diese tertiäre Vernetzung nicht nur zwischen den zuerst gebildeten direkten kapillären Verbindungen von Arteriole und Venule statt (Schlingen, Stromkapillaren: Jacobi; Zentralkanäle: Zweifach; Bogenkapillaren: Hammersen, etc.), sondern auch als End-zu-Seit-Verbindung zwischen den Netzkapillaren, und sogar mit venösen Gefäßen. Man kann diesen tertiären Teil der terminalen Strombahn (parallel-geschaltete Netzkapillaren) noch im erwachsenen Organ häufig daran erkennen, daß ihr Durchmesser deutlich kleiner ist als derjenige der direkten Verbindungen zwischen Arteriolenende und Venulenanfang (Serienkapillare, s.o.). Das ist z.B. in den Schlingenkapillaren der Hautpapillen (Müller 1939) und der Darmzotten (Wolff et al. 1972) zu beobachten.

Die vergleichende Morphologie der terminalen Strombahn verschiedener Organe läßt trotz drastischer Unterschiede in der Form und Anordnung der Kapillaren ein relativ einheitliches Bauprinzip erkennen: 1.) Zumindest in allen relativ einfachen Systemen findet man direkte kapilläre Verbindungen zwischen dem Ende einer Arteriole und dem Eingang einer Venule, die in der Regel auf der arteriellen Seite weniger Abzweigungen aufweisen als auf der venösen Seite ("Serienkapillaren"). 2.) Damit verbunden ist in komplizierteren Kapillarmustern ein Kapillarnetz mit unterschiedlicher Maschenweite und Kapillarlänge, das meistens von den "Serienkapillaren" abzweigt. Eine Ausnahme bilden relativ selten zu beobachtende Netzkapillaren, die direkt aus Arteriolen entspringen - die Zweifach'schen Sphincterkapillaren. Unabhängig vom Ursprungsort nenne ich sie parallel-geschaltete Netzkapillaren, weil sie im Nebenschluß zu den Serienkapillaren liegen.

Diese in allen einfachen Kapillarmustern zumindest stellenweise klar erkennbare Differenzierung von Serien- und parallelen Netzkapillaren entspricht offensichtlich dem ontogenetischen Nacheinander von "sekundärer Gefäßneubildung" (Müller 1939) und tertiärer Kapillarvernetzung.

Die Tatsache, daß in den Kapillarmustern vieler Organe dieser einfache Aufbau maskiert wird, beruht auf einer Reihe von unterschiedlichen Faktoren. Zunächst variiert der Verlauf von Serienkapillaren entsprechend der räumlichen Lagebeziehung der zu- und abführenden Gefäße. Am übersichtlich-

sten scheinen die Verhältnisse bei der parallelen Anordnung der terminalen Arteriolen und Venulen und der daraus folgenden schlingenförmigen Serienkapillare zu sein.(z.B."Neokapillare" der Haut: Jaensch 1921 zitiert in Müller 1939, Horstmann 1962, Randschlinge der Darmzotte: Spanner 1932). Schwieriger zu übersehen sind die Verhältnisse in Organen, in denen Arteriolen und Venulen senkrecht zu ihrer Verlaufsrichtung (Muskulatur: Krogh 1929) oder parallel zu dieser (Magen: Barlow 1952) verschoben sind, insbesondere dann, wenn die Serienkapillaren nicht gestreckt verlaufen. So ist wohl zu verstehen,daß Hammersen die Serienkapillaren ("Bügelkapillaren") nur am Rande der Muskelfascikel erkannte. Spalteholz (1888) bildete aber bereits derartige Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen ab. Ein weiteres optisches Hindernis stellt die zum Teil erhebliche Vernetzung des Kapillarsystems insbesondere bei parenchymatösen Organen (Lunge, Leber, exokrine und endokrine Drüsen, etc.) dar. In diesen Fällen sind die Serienkapillaren nur dann erkennbar, wenn sie sich durch ihren Durchmesser (z.B. Darmzotte: Spanner 1932, Güldner u. Wolff 1972) oder durch ihre besondere Lage (z.B. "subpleurale perikapilläre Parakapillaren" der Lunge nach Willnow, zitiert bei Illig 1961) vom umgebenden Gewirr von Netzkapillaren absetzen.

Ein Beweis des Aufbaus der Kapillarsysteme aus zwei verschiedenen Kapillartypen steht insbesondere für die Organe mit vernetzten Kapillaren noch aus, vor allem für diejenigen mit sinusoidem Kapillarcharakter (Leber, Milz, Knochen-

mark und endokrine Organe). In letzteren dürfte der Beweis nur ontogenetisch zu erbringen sein, weil durch die große Weite der Sinusoide und ihre extreme Vernetzung die Grenze zwischen beiden Kapillaranteilen verwischt ist. Immerhin zeigt dir große Zahl von nahtlosen Endothelien in den Hirnkapillaren, die als Indikator für tertiäre Kapillarnetze angesehen werden (Wolff u. Bär 1972), daß die starke Vernetzung dieses Kapillarsystems im Gehirn auf ähnliche Weise zustande zu kommen scheint wie die Vernetzung in der Darmzotte (Wolff et al. 1972, Güldner u. Wolff 1972). Dafür spricht auch, daß die Gehirne bestimmter Tierarten (Scharrer 1944, Lierse 1964, Klosovskii 1963) sowie bestimmte Teile des Säugetiergehirns durch Schlingenkapillaren versorgt werden (Duvernoy et al. 1972)

Die hier beschriebenen Serienkapillaren entsprechen in der Nomenklatur von Zweifach (1939), Chambers u. Zweifach (1944, 1946), Zweifach u. Metz (1955b) den Zentralkanälen und nicht den muskelhaltigen Metarteriolen. Infolgedessen stellen die parallel-geschalteten Netzkapillaren in der Regel keine Sphincterkapillaren dar. Sphincterkapillaren sind ein Sonderfall und treten nur dann auf, wenn Kapillaren aus muskelhaltigen Arteriolen bzw. Metarteriolen entspringen. Dieser Sonderfall scheint regional begrenzt zu sein und ist besonders in membranösen Geweben zu beobachten (Illig 1961, Lamport 1964, Hauck 1971, Ericson u. Myrhage 1972). Im Gegensatz dazu konnte von einigen Untersuchern gezeigt werden, daß ein wesentlicher Teil der Kapillaren von Kapillarschlingen

oder solchen Kapillaren entspringt, die als direkte Fortsetzung terminaler Arteriolen aufzufassen sind (Heggie 1952, Elias 1960): Der Mangel an Sphincterkapillaren ist also kein Argument gegen die Existenz von Zentralkanälen oder zentralen a-v-channels, weil letztere als Fortsetzung der terminalen Arteriole in den meisten Organen nachgewiesen werden oder wahrscheinlich gemacht werden können.

Ob diese direkten Verbindungen zwischen der terminalen Arteriole und einer Venule in jedem Organ mit einem immer geöffneten "throughfare channel" gleichzusetzen sind, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen. Die Tatsache, daß Kapillarnetze an der arteriellen Seite - zumindest in den von uns untersuchten Organen - aus diesen Serienkapillaren und nicht aus Arteriolen gespeist werden, zeigt ihre hämodynamisch ungünstige Stellung.

Serienkapillaren scheinen bei Minderdurchblutung geöffnet und bei Funktionsverlust eines Muskels zunächst noch erhalten zu bleiben, während die Netze sich schließen oder abgebaut werden. (Martin et al. 1932, Carrow et al. 1967, Kuprianow 1969). Diese Argumente sprechen für eine nicht morphologische, sondern auch funktionelle Differenzierung zwischen diesen beiden Abschnitten der terminalen Strombahn.

Zusammenfassung

In 30 erwachsenen Sprague-Dawley Ratten sowie 10 Embryonen bzw. Jungtieren wurde nach intravasaler Tuscheinjektion die terminale Strombahn verschiedener Organe untersucht. Die Ontogenese von Kapillaren in der Haut, Schleimhaut und Muskulatur zeigt, daß zwei verschiedene Kapillarabschnitte nacheinander entstehen: 1. Direkte Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen, "Serienkapillaren", 2. "parallelgeschaltete Netzkapillaren", die von ersteren abzweigen.

Es wurde der Versuch unternommen, die terminale Strombahn verschiedener Organe des erwachsenen Tieres mit Hilfe dieses einheitlichen Bauprinzips zu beschreiben. Während der Aktivitätshyperämie werden die parallel-geschalteten Netzkapillaren mehr durchblutet als im Ruhezustand.

Während der Atrophie nach Denervierung werden die parallelgeschalteten Netzkapillaren offenbar bevorzugt abgebaut.

Es wird diskutiert: Die Ontogenese der terminalen Strombahn und ihre Beziehung zum Aufbau im erwachsenen Organ, die Zweiteilung des Kapillarsystems und seine Beziehung zum Kapillarmodell von Chambers und Zweifach, das Verhalten der terminalen Strombahn unter funktionellen und pathologischen Verhältnissen.

Literaturverzeichnis

BÄR, Th. and WOLFF, J.R.: The formation of capillary basement membranes during internal vascularization of the rat's cerebral cortex. Z. Zellforsch. 133: 231 - 248 (1972).

BARLOW, T.E.: Vascular pattern in the alimentary canal. In: Visceral circulation - a Ciba Foundation Symposium.Ed.: G.E.W. Wolstenholme,(London 1952).

CARROW, R.E.; BROWN, R.E. and VAN HUSS, W.D.: Fiber sizes and capillary to fiber ratios in skeletal muscle of exercised rats. Anat. Rec. 159: 33-40 (1967).

CHAMBERS, R. and ZWEIFACH, B.W.: Topography and function of the mesenteric capillary circulation. Amer. J. Anat. 75: 173 - 203 (1944).

CHAMBERS, R. and ZWEIFACH, B.W.: Functional activity of the blood capillary bed, with special reference to visceral tissue. Ann. N.Y. Acad. Sci 46: 683 - 695 (1946).

CLARA, M.: Die arterio-venösen Anastomosen. 2. Auflage (Springer, Wien 1956).

CLARK, E.R. and CLARK, E.L.: Microscopic observations on the growth of blood capillaries in the living mammal. Amer. J. Anat. 64: 251 (1939).

CLARK, E.R. and CLARK, E.L.: Growth and behaviour as observed microscopically in the living, in chambers introduced in the rabbit's ear. Anat. Rec. 88: 426 (1944).

CLIFF, W.J.: Observation on healing tissue. A combined light and electron microscopic investigation. Phil. Trans. Roy. Soc. 246: 305 (1963).

DUVERNOY, H.; KORITKÉ, J.G.; MONNIER, G. et al: Sur la vascularisation de l'arêa postrema et de la face postérieure du bulbe chez l'homme. Z. Anat. Entwicklungs-Gesch. 138: 41 - 67 (1972).

ELIAS, H.; HOSSMANN, A.; BARTH, I.B. and SOLMOR, A.: Blood flow in the renal glomerulus. J. Urol. 83: 790 - 798 (1960).

ERICSON, E. and MYRHAGE, R.: Microvascular dimensions and blood flow in skeletal muscle. Acta Physiol. Scand. 1972, in press.

GLENN, H.; ALGIRE, M.D.; RUTH, M. and MERVIN, Ph.D.: Vascular patterns in tissues and grafts within transparent chambers in mice. Angiologica 6: 311 - 318 (1955).

GOLENHOFEN, K.: Physiologie der Kurzschlußdurchblutung. In: Die arteriovenösen Anastomosen. Hrsg.: F. Hammersen u. D. Gross (Hubertverlag, Bern und Stuttgart, 1968).

GRAFFLIN, A.L. and BAGLEY, E.H.: Studies of peripheral blood vascular beds. Bull Johns Hopk. Hosp. 92: 47 (1952).

GÖLDNER, F.-H. and WOLFF, J.R.: 'Seamless' endothelia as indicators of capillaries developed from sprouts. 7th Europ. Conf. Microcirculation, Aberdeen 1972 (Karger, Basel 1973, in press).

HAMMERSEN, F.: Das Gefäßmuster der Skelettmuskulatur. In: Probleme der Haut- und Muskeldurchblutung - Bad Oeynhausener Gespräche VI 1962. Hrsg.: L. Delius u.E. Witzleb (Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1964 b).

HAMMERSEN, F.: The pattern of the terminal vascular bed and the ultrastructure of capillaries in skeletal muscle. In: Oxygen transport in blood and tissue. Ed.: D.-W. Lübbers, U.C. Luft, G. Thews u. E. Witzleb (Thieme Verlag Stuttgart, 1968).

HAMMERSEN, F.: Anatomie der terminalen Strombahn. Muster - Feinbau - Funktion. (Urban u. Schwarzenberg, München - Berlin - Wien, 1971).

HAMMERSEN, F. und GROSS, D. (Hrsg.): Die arterio-venösen Anastomosen. Anatomie - Physiologie - Pathologie - Klinik. (Huber-Verlag, Bern u. Stuttgart, 1968).

HAUCK, G.: Organisation und Funktion der terminalen Strombahn. In: Physiologie des Kreislaufs, Bd. 1. Hrsg.: E. Schütz (Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, 1971).

HEGGIE, J.F.: Vascular architecture of the kidney. In: Visceral circulation - a Ciba Foundation Symposium. Ed.: G.E.W. Wolstenholme. (London, 1952).

HILL, L.: The pressure in the small arteries, veins and capillaries of the bat's wing. J. Physiol. 54: 24 (1921).

HORSTMANN, E.: Das Muster der Blutgefäße (Haut). In: Probleme der Haut- und Muskeldurchblutung. Bad Oeynhausener Gespräche VI, 1962 (Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1964).

ILLIG, L.: Die terminale Strombahn. Pathologie und Klinik in Einzeldarstellungen, Band 10 (1961).

JACOBI, W.: Beobachtungen am peripheren Gefäßapparat unter lokaler Beeinflussung durch pharmakologische Agentien. Arch. Exp. Pathol. Pharmakol. 86: 49 (1920).

KLOSOVSKII, B.N.: The development of the brain. (Pergamon, New York, 1963).

KROGH, A.: Anatomie und Physiologie der Kapillaren, 1929. Reprint (Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, 1970).

KUPRIANOV, V.V.: Some morphological evidence of the functional adaptation of microcirculation. Bibliotheka anatomica (Basel) 10: 261 - 272 (1969).

LAMPORT, H.: Vascularization compared in thin sheets and blocks tissue. Bibliotheka anatomica (Basel) 3: 102 - 107 (1964).

LIERSE, W.: Über die Kapillaren im Reptiliengehirn. Erg.-H. z. Anat. Anz. 113: 183 (1964).

MARTIN, E.G.; WOOLLEY, E.G. and MILLER, M.: Capillary counts in resting and active muscle. Amer. J. Physiol. 100: 407 - 416 (1932).

MÜLLER, O.: Die feinsten Blutgefäße des Menschen in gesunden und in kranken Tagen, Band II (Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 1939).

NICOLL, P.A. and WEBB, R.L.: Blood circulation in the subcutaneous tissue of the living bat's wing. Ann. N. Y. Acad. Sci. 46: 697 (1945 / 46).

NISHIOKA, K. and RYAN, T.J.: The influence of the epidermis and other tissues on blood vessel growth in the hamster cheek puch. J. Invest. Dermatol. 58: 33 (1972).

PERERA, P.; KURBAN, A.K. and RYAN, T.J.: Development of cutaneous microvascular system in the newborn. Brit. J. Dermatol. 82, suppl. 5: 86 - 91 (1970).

ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. 15. Auflage (R. Oldenburg, München, 1948).

SABIN, F.R.: Direct growth of veins by sprouting. Contrib. to Embryol. 14: 1 - 10 (1922).

SCHARRER, E.: The capillary bed of the central nervous system of certain invertebrates. Biol. Bull. 87: 52 - 58 (1944).

SAUNDERS, R.L.; LAWRENCE, E.J.; MACIVER, D.A. and NEMETHY, N.: The anatomic basis of the peripheral circulation in man. On the concept of the macromesh and micromesh, as illustrated by the blood supply of muscle in man. In: Peripheral Circulation in Health and Disease. Eds.: L. Redish, T. Tango and Ch. Saunders. (Grune and Stratton, New York, 1957).

SERRI, F.; MONTAGNA, W. and HUBER, W.M.: Studies of skin of fetus and the child. Arch. Derm. 87: 234 - 245 (1963).

SPALTEHOLZ, W.: Die Verteilung der Blutgefäße im Muskel. Abh. Math.-Physik.Akad. Königl.-Sächs. Ges. d. Wiss.14: 509 - 528 (1888).

SPANNER, R.: Neue Befunde über die Blutwege der Darmwand und ihre funktionelle Bedeutung. Morph. Jb. 69: 394 - 454 (1932).

THOMA, R.: Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefäß-Systems. (Verlag Ferdinand Enke, Stuttgart, 1893).

WOLFF, J.R.: Ein Beitrag zur Ultrastruktur der Blutkapillaren: Das nahtlose Endothel. Z. Zellforsch. 64: 290 - 300 (1964).

WOLFF, J.R.; MORITZ, A. and GÖLDNER, F.-H.: 'Seamless' endothelia within fenestrated capillaries of duodenal villi (rat). Angiologica 9: 11 - 14 (1972).

WOLFF, J.R. and BÄR, TH.: Seamless endothelia in brain. Capillaries during development of the rat's cerebral cortex. Brain Res. 41: 17 - 24 (1972).

WOLHEIM, E.: Zur Funktion der subcapillaren Gefäßplexus in der Haut. Klin. Wochenschr. 6: 2134 (1927).

ZWEIFACH, B.W.: The character and distribution of the blood capillaries. Anat. Rec. 73: 475 - 495 (1939).

ZWEIFACH, B.W. and METZ, D.B.: Selective distribution of blood through the terminal vascular bed of mesenteric structures and skeletal muscle. Angiologica 6: 282 (1955b).

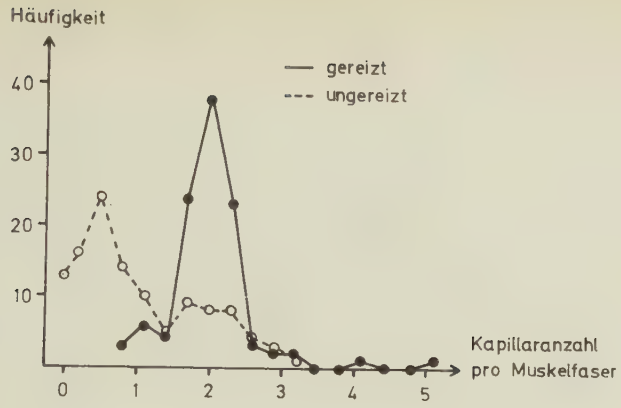


Fig.I: Häufigkeit der mittleren Kapillaranzahl pro Muskelfaserquerschnitt im gereizten und im ungereizten Zustand.

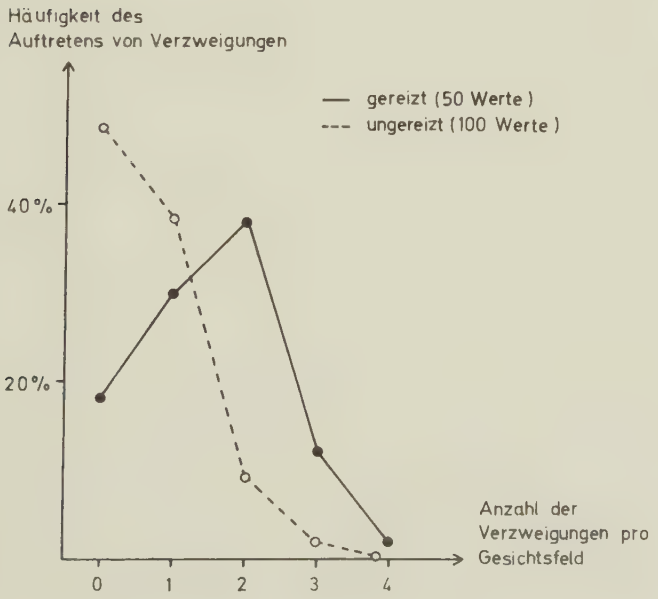


Fig.II: Häufigkeit des Auftretens von Verzweigungen pro Meßfeld. Zahl der ausgewerteten Meßfelder gereizt: 100, ungereizt 50.

Abb. 1 Kapillaren in bradytrophen Geweben

a) Muskelfascie, Oberschenkel: Beachte, daß auch in diesem sehr einfachen Kapillarbett einzelne Kapillarverzweigungen vorkommen. (↑). Der größte Teil der kapillären Verbindungen zwischen Arteriolen (A) und Venulen (V) zeigt einen schlingenähnlichen Verlauf.

b) Fettläppchen aus derselben Fascie wie in Abb. 1a: Beachte die vermehrten Verzweigungen. Dennoch sind schlingenförmige Verbindungen zwischen Arteriolen (A) und Venulen (V) vorhanden (punktiert).

c, d) Häutchenpräparat der Dura mater: Beachte die zunehmende Kompliziertheit des Kapillarbetts durch eine wachsende Zahl von Verzweigungen, die Kapillaren untereinander bzw. mit Venulen, also vorwiegend im venösen Bereich in Form von Netzen oder Ösen(✱) bilden.

Marke = 100 µm

1

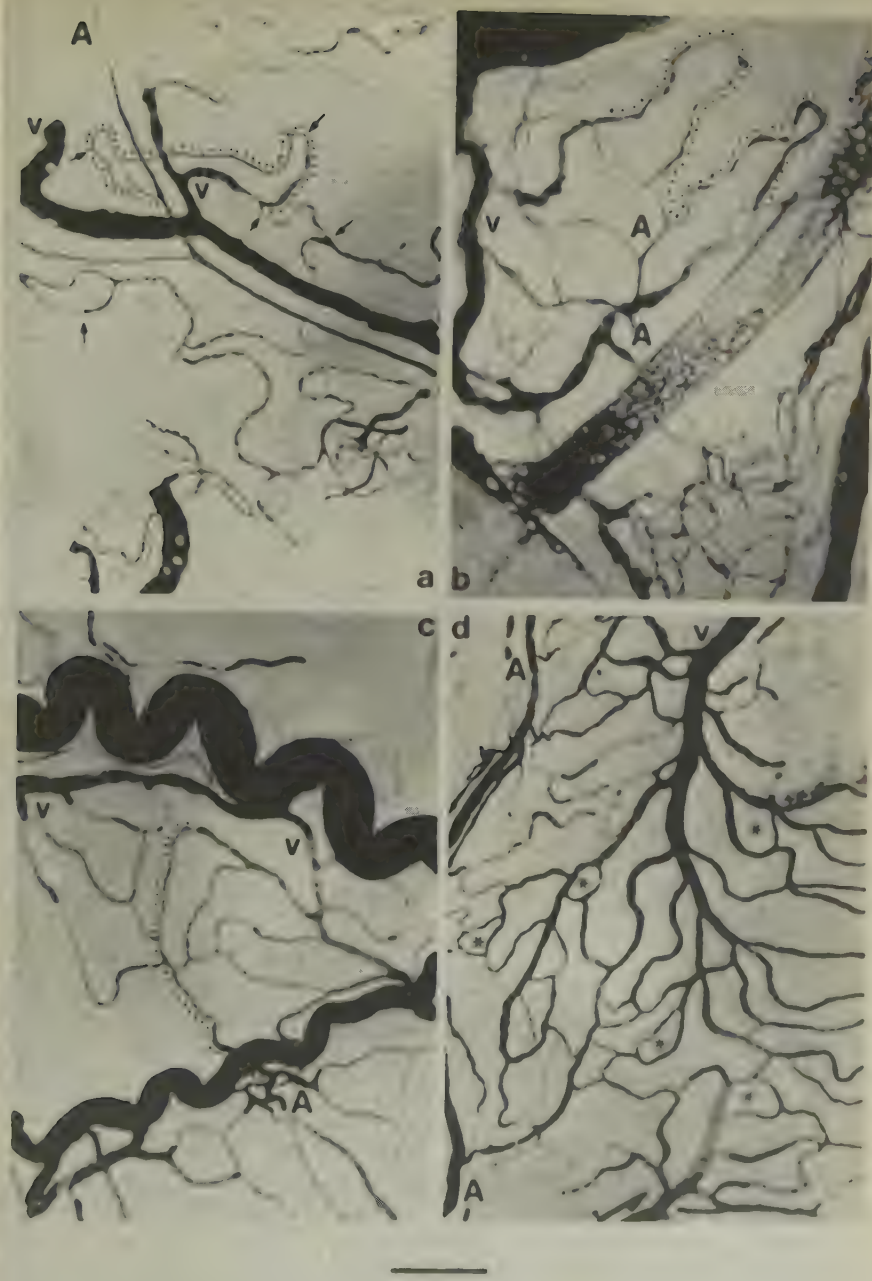


Abb. 2 Kapillaren im subepithelialen Bereich

a, b) Harnblase: Die Kapillaren stellen relativ kurze Verbindungen zwischen den subepithelial gelegenen untereinander vernetzten venösen und arteriolären Gefäßen dar. Stellenweise wölben sie sich leicht gegen Nischen in der Epithelbasis vor (↑).

c, d, e) Quer (c)- und Tangentialschnitte (d, e) der Zunge: Die einfachen, meist unvernetzten Schlingenkapillaren stellen wie in Abb. a und b direkte Verbindungen zwischen subpapillärem Venulenplexus, der im Tangentialschnitt (d) besonders deutlich wird, und dem tiefer gelegenen arteriolären Netz (e) dar. Im Gegensatz zur Harnblase liegen die Kapillaren in papillären Einstülpungen der Epidermis und erhalten so ihre ausgeprägte Schlingenform.

Marke = 100 µm

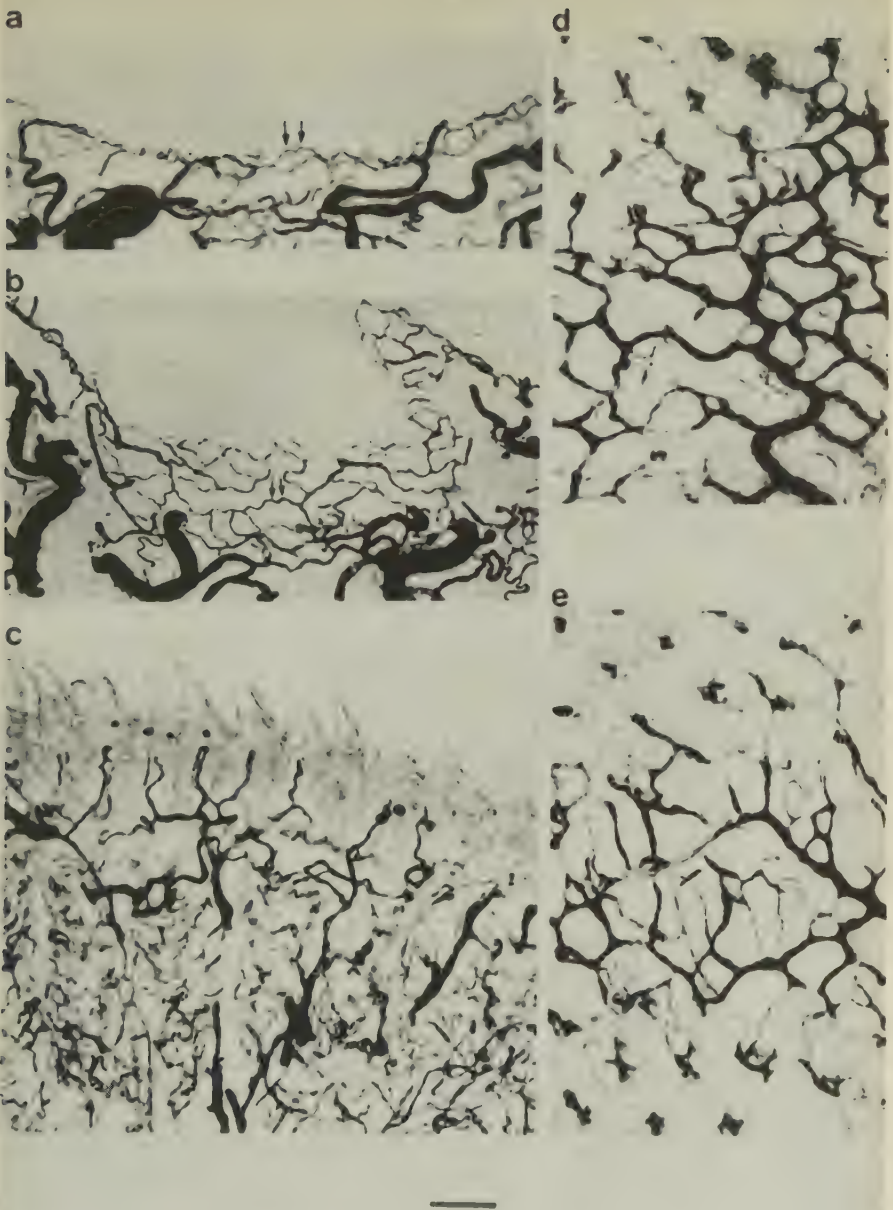

a
b
c
d
e

Abb. 3 Variation der Kapillarform im subepithelialen Bereich (Haut, Mundschleimhaut und Zunge)

a) Verschieden lang ausgebildete, einfache, unvernetzte Schlingenkapillaren.

b) Diese Gruppe von Schlingenkapillaren zeigt "Verzweigungen", die sich bei genauer Betrachtung als Teile der subpapillären prae- und postkapillären Netze differenzieren lassen.

c) Echte Vernetzungen zwischen auf- und absteigendem Schenkel der Schlingenkapillare, Ösenbildung entlang eines Schenkels und primitive Netzbildung durch mehrfache Verbindungen.

Marke = 100 µm

3

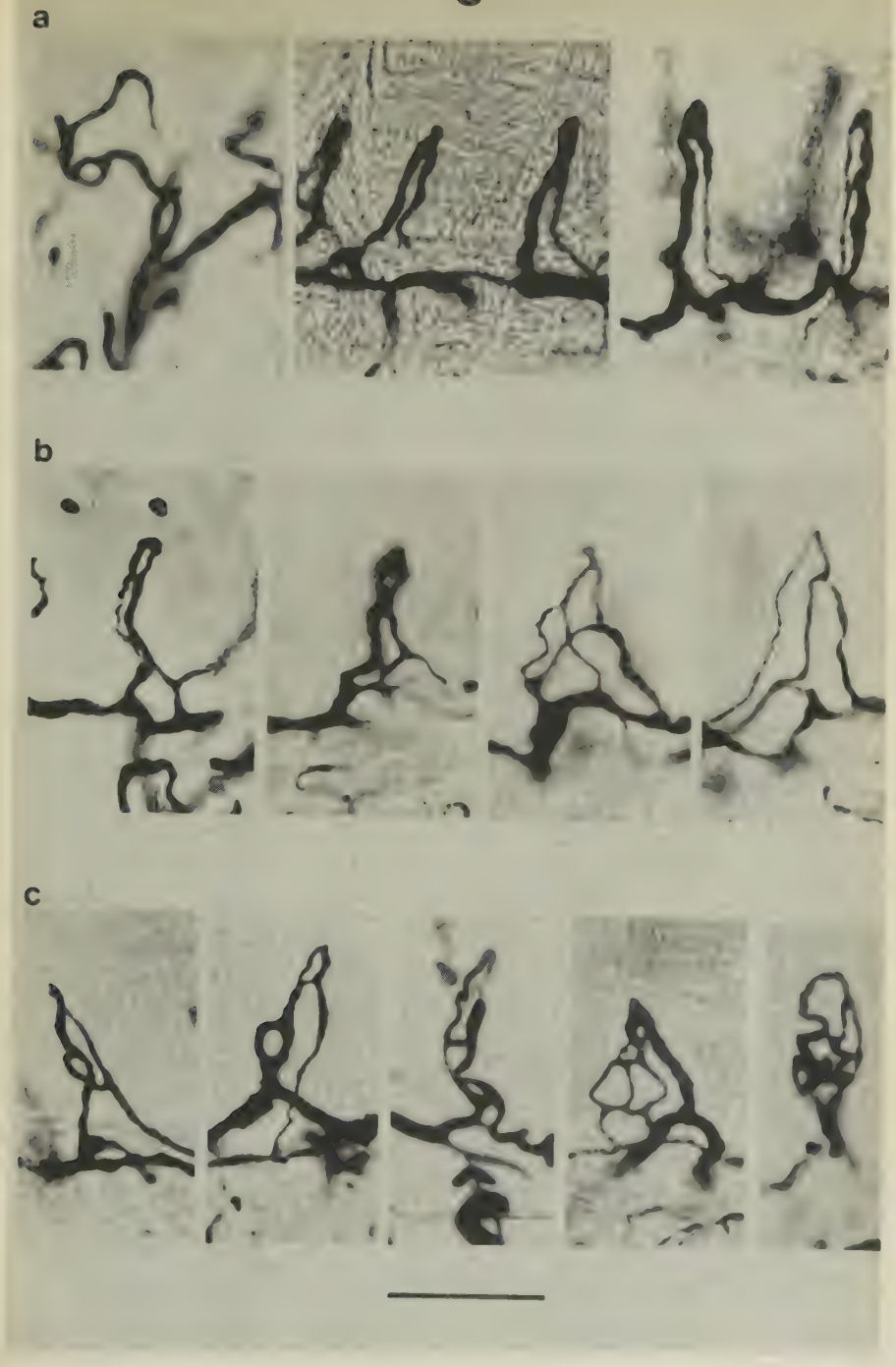


Abb. 4 Kapillaren in drüsigen bzw. parenchymatösen Organen (Beachte die Kompliziertheit der Netzkapillarsysteme in Magen (a, b), Leber (c) und Hirnrinde (d).

a, b) Magen: Das Kapillarbett der Magenschleimhaut ist durch die Anordnung der prae- und postkapillären Gefäße bestimmt. Die Arteriolen verzweigen sich und gehen im unteren Drittel der Schleimhaut in Kapillaren über. Diese steigen unter Vernetzung zwischen den Magendrüsen zum subepithelial gelegenen venösen Plexus auf. Die Drainage des Plexus erfolgt durch lange Venen, die absteigend zur Schleimhautbasis den gleichen Verlauf haben wie die Kapillaren. (Direkte Verbindung zwischen Arteriole (A) und Venule (V) punktiert!).

c) Die Leber ist ein Beispiel für ein extrem vernetztes Kapillarsystem. Der unregelmäßige Durchmesser und Verlauf der Sinus lassen keine "seriellen" direkten Verbindungen zwischen den Zuflüssen aus der Portalvene (P) bzw. Leberarterie (A) und Zentralvene (V) erkennen.

d) Die Kapillaren des zentralnervösen Gewebes sind durch extreme Vernetzung und verschlungenen Verlauf der Gefäße gekennzeichnet. Eine genaue Analyse der Verteilung von Netzkapillaren und ihrer Verbindungen mit anderen Gefäßen ist fast unmöglich. Direkte Verbindungen zwischen Arterien und Venen (punktiert) sind nur selten zu beobachten.

Marke = 100 µm

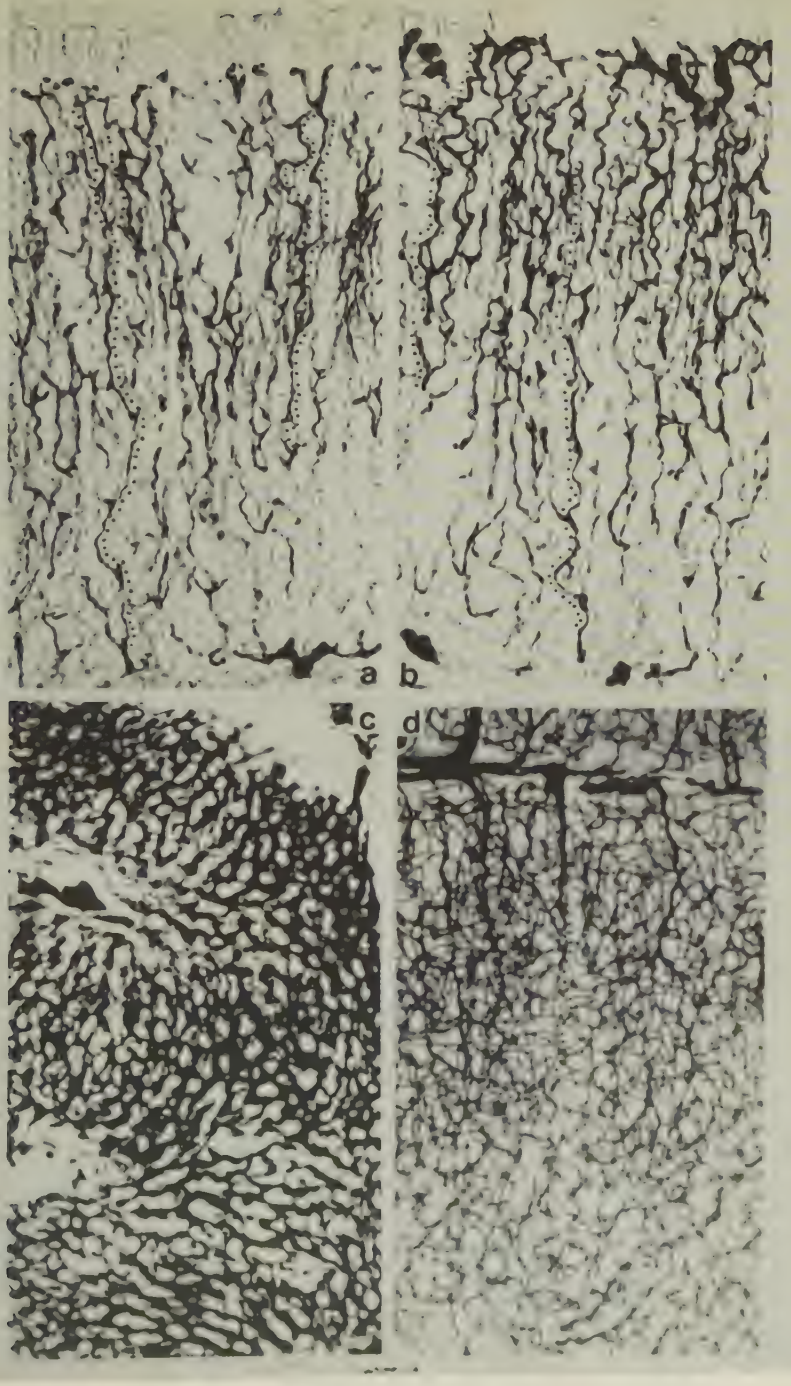

a
b
c
d

Abb. 5 Kapillarstruktur im Muskelgewebe

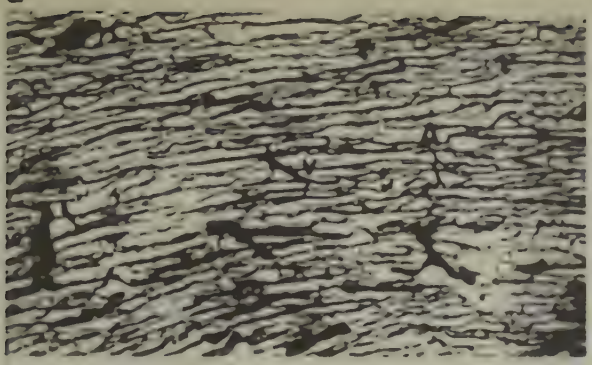
a) Herz (geringe Schnittdicke von 40 µm): Die terminale Strombahn ist gekennzeichnet durch eine ungewöhnlich hohe Anzahl von relativ kurzen Kapillaren mit weitgehend unverzweigtem Verlauf sowie durch eine extrem feine Aufzweigung von Arteriolen und Venulen. Beachte die geringe Schnittdicke von 40 µ!

b) Zwerchfell (Häutchenpräparat ca. 120 µm dick): Die Kapillaren sind im Vergleich zum Herzmuskel länger. Ihr Verzweigungsgrad ist jedoch größer als im Herzen, wenn auch geringer als im Skelettmuskel.

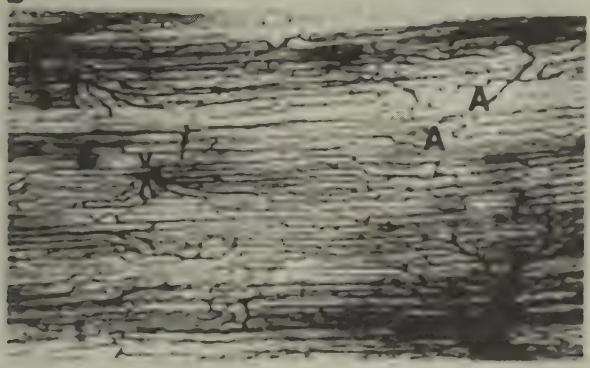
c) M. vastusmedialis: Beachte die starke Verzweigung, besonders des venösen Teils der terminalen Strombahn. (Vergleiche Abb. 9).

Marke = 100 µm

a



b



c

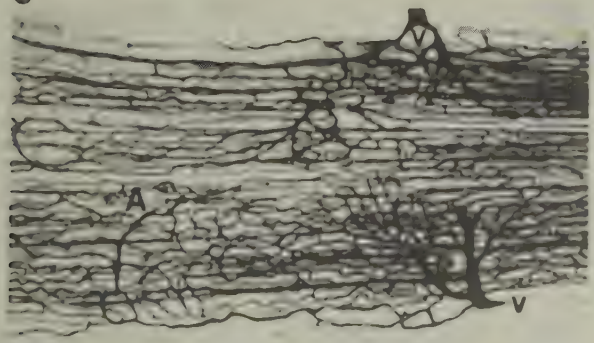


Abb. 6 Die Ontogenese der terminalen Strombahn (Kapillaren) in der Zunge

a, b, c) Zungenquerschnitte von Neugeborenen: Das Differenzierungsgefälle der Zungenkapillaren von der Zungenmitte bis hin zum Zungenrand zeigt verschiedene Entwicklungsstadien der einfachen, unverzweigten Kapillarschlinge nebeneinander von oben nach unten in Abb. a bzw. von links nach rechts in Abb. b.

Das Schlingenwachstum beginnt mit einer Verdickung und bogenförmigen Vorwölbung von Verbindungen zwischen dem subepithelialen venulären Netz und arteriolären Gefäßen aus tiefen Schichten (in Abb. a u. b). Dann entwickelt sich eine knopfförmige Erweiterung der Bogenspitze (↑), die unpaarig in die Papille hineinwächst (↑↑) und erst sekundär von der Basis her in zwei Schlingenteile unterteilt, die häufig verdrillt sind. (c).

d, e, f) Die Geschmackspapillen enthalten anfangs eine (d), später zwei oder mehrere Schlingen (e), die schließlich intensiv miteinander vernetzt werden (f).

Marke = 100 µm

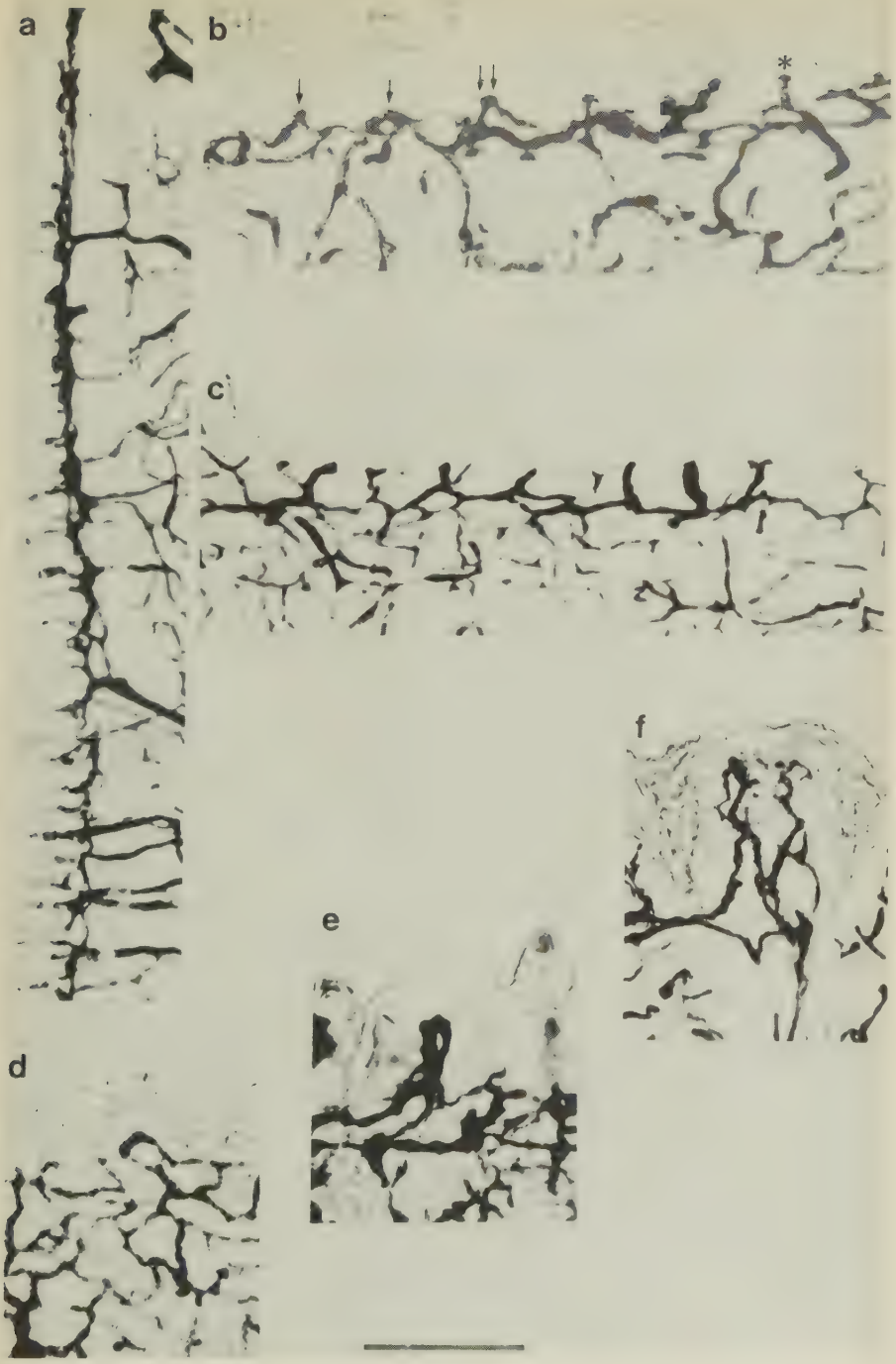

a
b
c
d
e
f

Abb. 7 Die Ontogenese der terminalen Strombahn in der Darmschleimhaut

Das terminale Gefäßmuster der Darmschleimhaut zeigt bereits am 17. Schwangerschaftstag ein Differenzierungsgefälle von den Zotten des Duodenums zum Illeum (a - d), das bis zum Erwachsenenstadium erhalten bleibt (e - h).

a-d: Embryonaler Dünndarm (17. Schwangerschaftstag) von distal nach proximal. In den distalen Teilen ist die terminale Strombahn noch auf den subepithelialen Plexus beschränkt (a). Beachte die typische Schlingenbildung in Abb. b, beginnende Vernetzung in Abb. c und stellenweise intensive Vernetzung in Abb. d, vergleichbar mit Abb. h.

e-h: Am 20. Tag postnatal findet man eine Verdichtung der Kapillarvernetzung. Sie ist im distalen Dünndarm (e) noch mäßig, im proximalen Dünndarm (f) zunehmend und im Duodenum (g, h) ganz extrem ausgeprägt. Insbesondere im Duodenum kann man häufig neben der intensiven Vernetzung innerhalb einer Schlingenkapillare netzförmige Verbindungen zwischen benachbarten Schlingen beobachten ("Zottenfalte", g, h).

Marke = 100 µm

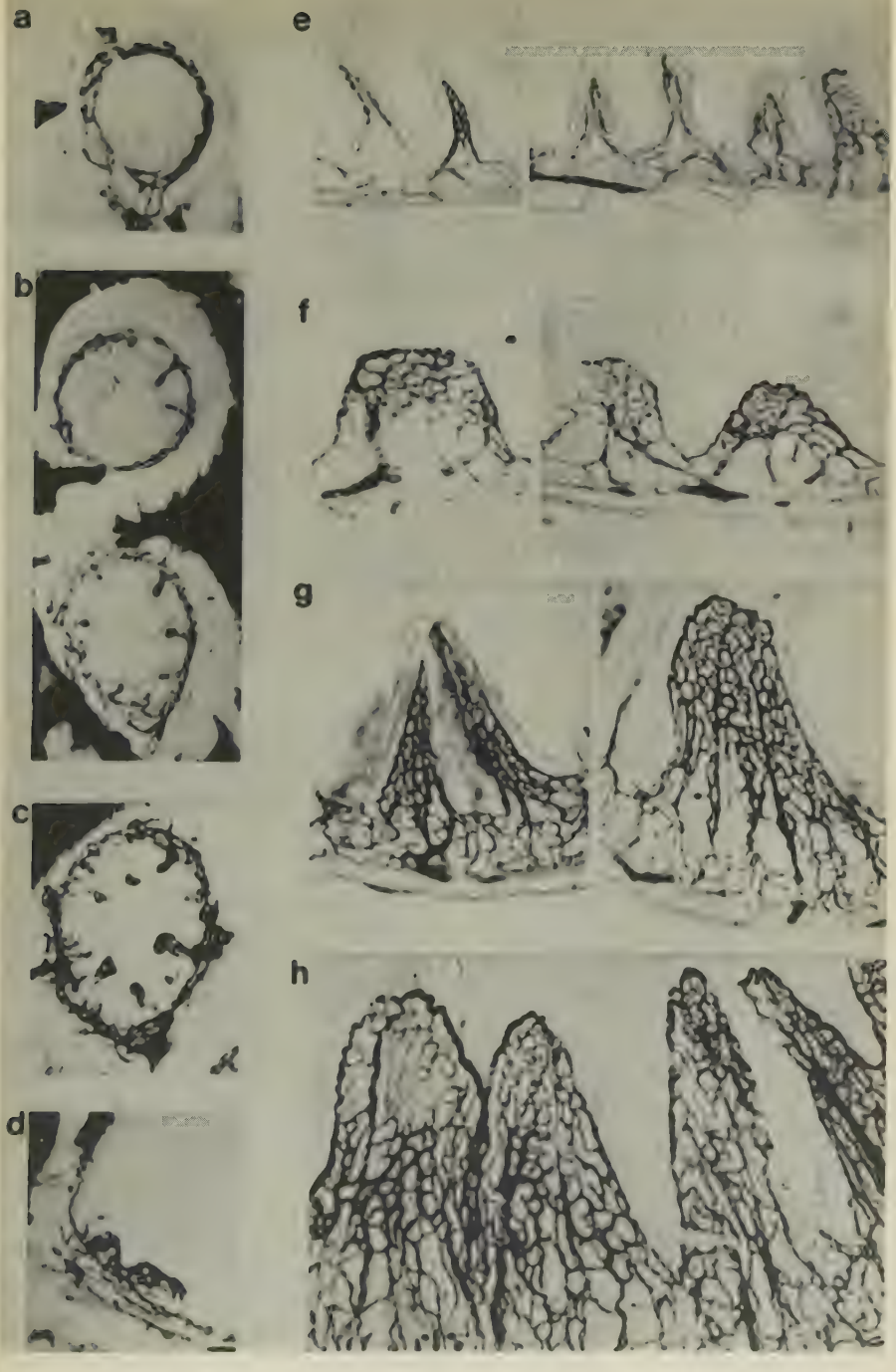

a
b
c
d
e
f
g
h

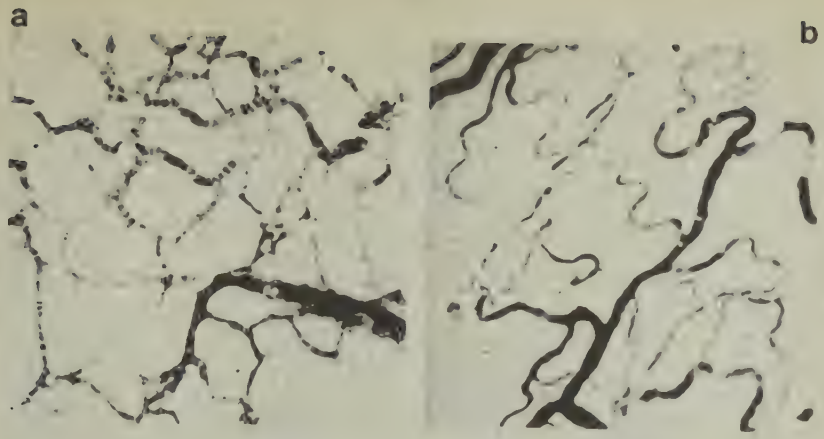
Abb. 8 Ontogenese der terminalen Strombahn im Muskel

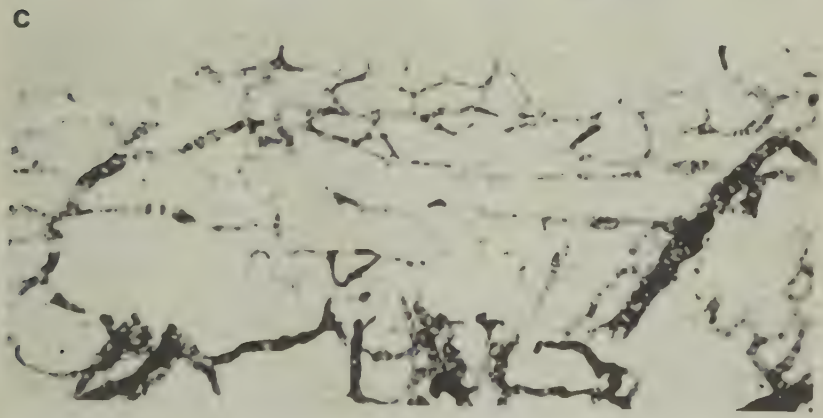
a) Weitmaschiges, polygonales terminales Gefäßnetz in der membranartigen Hüllschicht des Muskelgewebes aus der hinteren Extremität (späteres Perimysium) - 17. Schwangerschaftstag.

b) Zum Vergleich das terminale Gefäßnetz im Perimysium externum eines erwachsenen Tieres im gleichen Bereich. Beachte die zunehmende Verlängerung der kapillären Gefäße. Die Vernetzung ist jedoch gering.

c, d) An der Oberfläche der Muskelbündel kommt es in den bindegewebigen Verschiebeschichten zur Umwandlung der Netze in die gestreckten, intrafascikulären Muskelkapillaren durch zunehmendes Längenwachstum des Muskels. Beachte die stellenweise weitgehend unverzweigten, dicken Verbindungen zwischen prae- und postkapillären Gefäßen parallel zur Muskelfaserrichtung - 17. Schwangerschaftstag.

Marke = 100 µm


a
b


c

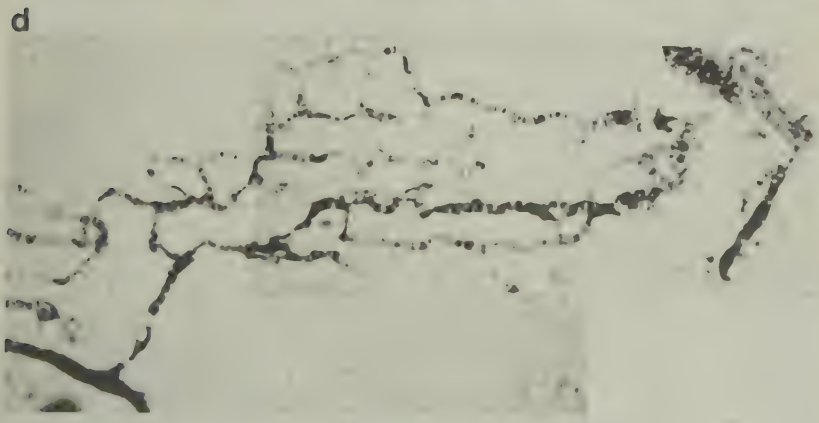

d

Abb. 9 Kapillaren in Muskeln mit unterschiedlichen Funktionszuständen: im Ruhezustand, nach elektrischer Reizung und 10 Wochen nach Denervierung

Hier sind Extremformen zusammengestellt. Die terminale Strombahn stellt in allen untersuchten Funktionsstadien eine Mischung aus verschieden gut perfundierten Arealen dar. Funktionsmangel vermehrt die wenig durchbluteten, elektrische Reizung die mehr durchbluteten Areale.

a, b, c) Zustand nach elektrischer Reizung: Beachte in Abb.a die relativ wenig verzweigt und gestreckt erscheinenden direkten Verbindungen zwischen Arteriolen (A) und Venulen (V) im Randbereich der Fascikel (Bügelkapillaren nach Hammersen) und ähnliche Verbindungen im Innern des Fascikels (punktiert).

d) Ruhezustand (nach mehrstündiger Narkose): Nur wenige, weitgehend unverzweigte direkte Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen sind mit Tusche gefüllt.

e) Zustand nach Denervierung: Beachte den zunehmenden Verlust der Verzweigungen im intrafascikulären Kapillarbett bei weitgehender Erhaltung der unverzweigten direkten Verbindungen zwischen Arteriolen und Venulen im atrophischen Muskel.

Marke = 100 µm

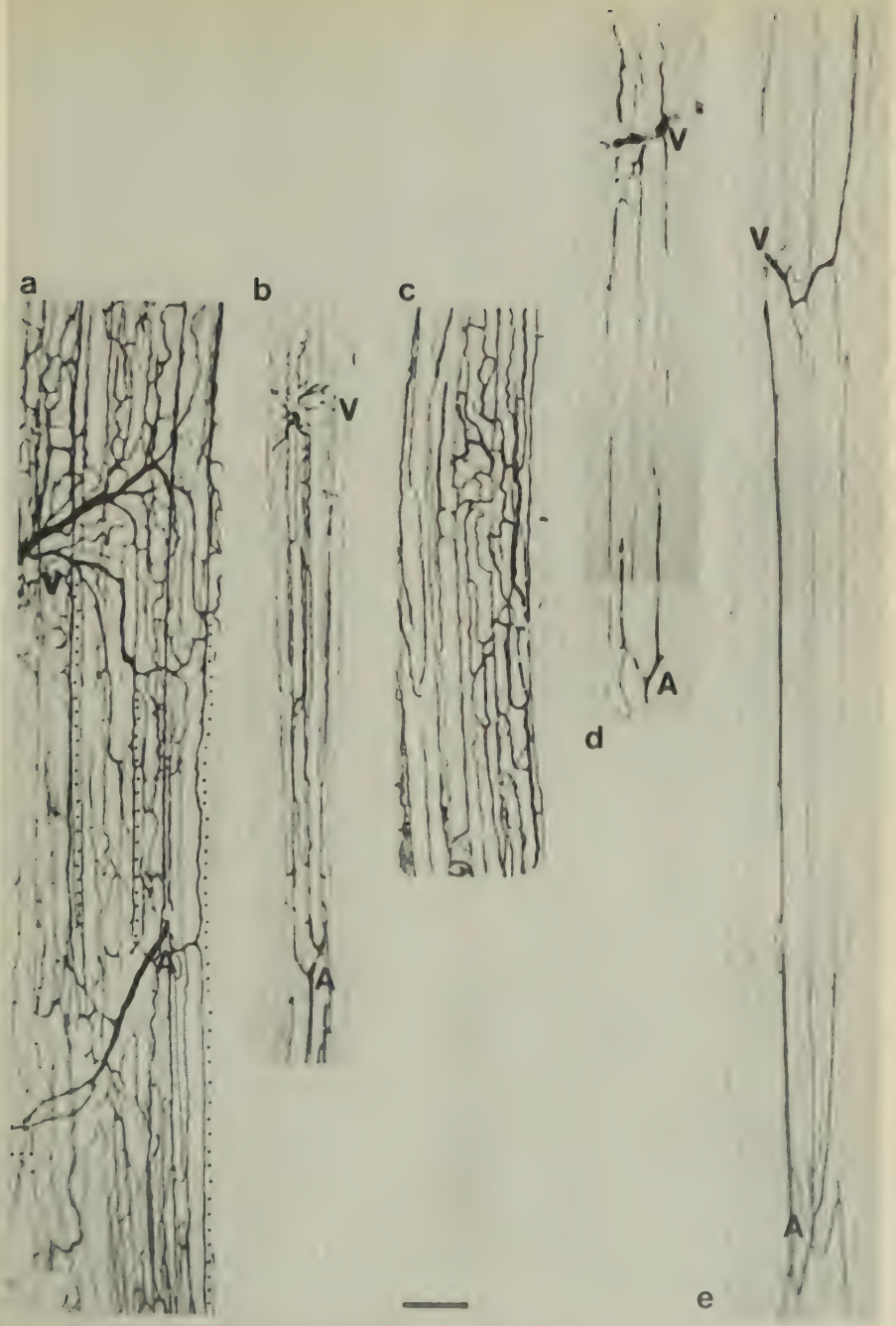
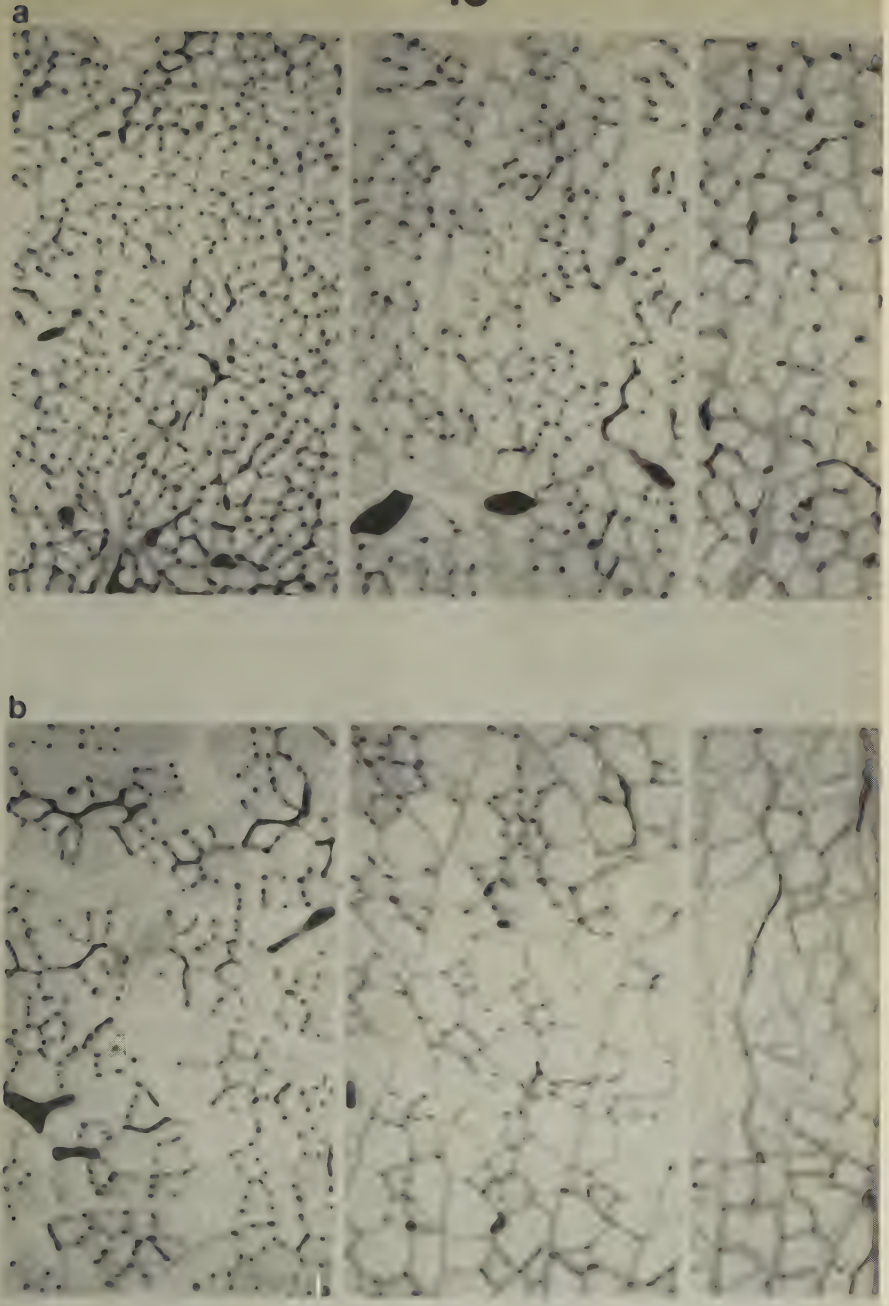

a
V
A
b
V
A
c
d
V
A
V
A
e

Abb.10 Muskelquerschnitt im normalen Ruhezustand (a) und 10 Wochen nach Denervierung (b)

Beachte die Variation der Verteilungsmuster der geöffneten Kapillaren. In Abb. a und b nimmt die relative Zahl der dicken (weißen) Muskelfasern von links nach rechts zu. Im denervierten Zustand ist die Gesamtzahl der geöffneten Kapillaren geringer (b).

Beachte, daß nach Denervierung die Kapillaren an der Oberfläche der dünnen (roten) Muskelfasern meist geöffnet bleiben, ganz im Gegensatz zu den dicken (weißen) Muskelfasern, an denen nur noch sehr vereinzelt geöffnete Kapillaren zu beobachten sind.

Marke = 100 µm


a
b

Herrn Prof. J.R. Wolff danke ich herzlich für die Hilfe bei der Einarbeitung in die Problematik und für die ständige Unterstützung bei der Durchführung dieser Arbeit.
Weiterhin danke ich Frau Nicksch für ihre technische Assisstenz sowie Frl. Kotte für die Maschinenschrift der Arbeit.

Lebenslauf

Christiane Goerz

Am 12. Februar 1947 wurde ich als Tochter des Kaufmanns Hans Schwarz und seiner Ehefrau Christiane, geb. Goerz, in Bielefeld geboren.

Wegen der Scheidung meiner Eltern (1958) nahm ich am 21.2.67 den Geburtsnamen meiner Mutter an.

Entsprechend den Aufenthaltsorten der Eltern bzw. meiner Mutter besuchte ich seit 1953 Schulen in: Bielefeld, Frankfurt, Emden und Berlin. Am 2.3.66 legte ich an der Hildegard-Wegscheider-Schule (neusprachl. Zweig) in Berlin die Reifeprüfung ab und begann im Herbst an der Freien Universität mit dem Studium der Zahnmedizin. Die erforderlichen Prüfungen absolvierte ich wie folgt: 16.8.67 Naturwissenschaftliche Vorprüfung, 31.3.69 Zahnärztliche Vorprüfung, 27.1.72 Abschluß des Staatsexamens.

Seit März 1972 bin ich Doktorandin am Max-Planck-Institut für Biophysikalische Chemie in Göttingen, wo ich unter der Leitung von Professor Wolff die vorliegende Arbeit angefertigt habe.